Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 11 129—170 München, 15. 12. 1971

Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen
3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia)

Von NORBERT SCHMIDT-KITTLER[1])

Mit 23 Abbildungen und Tafel 11—12

Zusammenfassung

Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen der Bayerischen Oberen Süßwassermolasse hat reiches Material zu *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER erbracht. Die Merkmale der erstmals geborgenen Schädelreste weisen auf enge, ganz unerwartete Beziehungen zu *Chleuastochoerus* PEARSON aus dem Unterpliozän Chinas hin. Es entsteht die Notwendigkeit, „*Hyotherium*" *palaeochoerus* (KAUP), der enge Beziehungen zu *Microstonyx* PILGRIM zeigt, aus dem Genus *Hyotherium* herauszunehmen und zur Grundlage eines eigenen Genus *Korynochoerus* nov. gen. zu machen. Das Merkmalsbild von *Korynochoerus* erfordert außerdem seine Abtrennung von den Hyotheriinae und die erneute Zuordnung zu den Suinae.

Anhand von Schädelkriterien und Merkmalen des letzten unteren Prämolaren wird bewiesen, daß *Hyotherium* und *Korynochoerus* zwei unabhängigen Differenzierungsrichtungen innerhalb der Suiden angehören.

Während sich *Hyotherium* wahrscheinlich in Europa entwickelt hat, wird *Korynochoerus* als asiatischer Einwanderer des Unterpliozäns angesehen. Die Art *Hyotherium soemmeringi* hat, nach ihrem häufigen Vorkommen in Braunkohlen zu schließen, vorwiegend in Sumpfwäldern gelebt.

Summary

The Upper Miocene fossil locality Sandelzhausen of the Bavarian Upper Freshwater Molasse has brought rich material of *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER. Unexpectedly the signs of the skull fragments, which were found at the first time, are demonstrating very near relations to *Chleuastochoerus* PEARSON of the Upper Pliocene of China. At the same time there is the necessity to separate „*Hyotherium*" *palaeochoerus* (KAUP), which demonstrates near relations to *Microstonyx* PILGRIM, from *Hyotherium* and to base upon it the new genus *Korynochoerus* nov. gen. The sign combination of *Korynochoerus* nov. gen. also demands to separate it from the Hyotheriinae and to attach it to the Suinae again.

[1]) Dr. N. SCHMIDT-KITTLER, Institut für Paläontologie und hist. Geologie, 8 München 2, Richard-Wagner-Str. 10/II.

By reason of the skull characteristics and some signs of the last lower premolar it can be prooved, that *Hyotherium* and *Korynochoerus* are members of different lines of evolution of the Suidae.

Whereas *Hyotherium* probably has developed in Europe, *Korynochoerus* is regarded as an asiatic immigrant of the Upper Pliocene. From the accumulation of the species *Hyotherium soemmeringi* in lignite fossil localities can be concluded his leaning to marsh woods.

Résumé

La localité des fossiles de Sandelzhausen du Miocène supérieur de la Molasse d'eau doux superieure bavaroise a fourni beaucoup de materiel de *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER. Les marques des fragments du crâne, trouvé la première fois, très surprisement montent des rélations proches à *Chleuastochoerus* PEARSON du Pliocène inférieur de Chine. Pour „*Hyotherium*" *palaeochoerus* (KAUP), qui monte des rélations proches à *Microstonyx* PILGRIM, il résulte la nécessité de lui séparer du genre *Hyotherium* et lui faire genotype du genre indépendant *Korynochoerus* nov. gen. La combination des indices de *Korynochoerus* nov. gen. demande de lui séparer des Hyotheriinae et encore assigner aux Suinae.

Par des marques du crâne et du dernier prémolaire inférieur il est possible de démontrer que d'entre les Suidae *Hyotherium* et *Korynocheorus* appartiennent aux directions d'évolution différentes.

Tandis que *Hyotherium* vraisemblablement s'évoluait en Europe, *Korynochoerus* est regardé comme un immigrant asiatique du Pliocène inférieur. D'apres son apparition fréquent dans les localités lignites, *Hyotherium soemmeringi* a été un habitant du bois marécageux.

Inhalt

1 Einleitung

Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen hat sich seit ihrer Entdeckung im Frühjahr 1959 durch R. Dehm zu der bedeutendsten Vertebratenfundstelle in der Bayerischen Oberen Süßwassermolasse entwickelt. Nach anfänglichen vereinzelten Aufsammlungen und später folgenden systematischen Grabungen in den Sommermonaten, die auch in nächster Zukunft fortgesetzt werden, erschien 1970 ein erster Überblick über die Fundstelle. Er enthält Ausführungen zur Entdeckung, Geologie und Faunenübersicht in Verbindung mit dem Grabungsbericht für das Jahr 1969 (Fahlbusch & Gall, 1970). Ein weiterer Beitrag zu Geologie, Fossilführung und Genese befindet sich im Druck.

Eine erste Teilbearbeitung der sich fortlaufend vermehrenden Fossilreste von Sandelzhausen betraf die Nager und wurde von Fahlbusch im Rahmen seiner Untersuchungen über die obermiozänen Cricetiden der Bayerischen Oberen Süßwassermolasse vorgenommen. Auch die vorliegende Bearbeitung der Suidenreste stützt sich auf ein Material, das durch zukünftige Grabungen noch weiter vermehrt werden wird. Immerhin gehen die gegenwärtig verfügbaren Funde in erster Linie durch die gewonnenen Schädelreste an Vollständigkeit bereits über alle bislang bekannt gemachten Hyotheriumfunde hinaus. Die neuen und zum Teil überraschenden Beobachtungen führen zu einer tiefgreifenden Neuorientierung der phylogenetischen und taxionomischen Beziehungen von *Hyotherium* gegenüber benachbarten Suiden. Als Folge dessen und im Zusammenhang mit anderen Fundpunkten lassen sich Aussagen zur Ökologie von *Hyotherium* und umgekehrt über den Biotop der Fossillagerstätte Sandelzhausen gewinnen.

Die Bearbeitung der Materialien zu *Hyotherium soemmeringi* von Sandelzhausen geschah im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 53 „Palökologie". Sie hat zusammen mit weiteren, folgenden Bearbeitungen der übrigen Gruppen und neben Untersuchungen zur Genese und Sedimentologie das Ziel, ein möglichst detailliertes Lebensbild der Fossillagerstätte Sandelzhausen als einer typischen Fundstelle der Bayerischen Oberen Süßwassermolasse zu entwerfen.

Die vorliegenden Untersuchungen konnten durch das Studium von Vergleichsmaterialien in anderen Museen wesentlich vorangetrieben werden. Mein Dank für die freundliche Aufnahme an ihren Sammlungen geht insbesondere an Herrn Prof. Dr. H. Brüning, Direktor des Naturhistorischen Museums Mainz, Herrn Dr. R. Heil am Hessischen Landesmuseum Darmstadt, Herrn Dr. S. Rietschel am Natur-Museum Senckenberg in Frankfurt a. M. und Herrn Prof. Dr. F. Westphal am Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen. Sie haben durch ihre bereitwillige Unterstützung erheblichen Anteil am Zustandekommen dieser Arbeit.

2 Das neue Material zu Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer

Angesichts der sehr eingehenden Behandlung der Gebißmorphologie von *Hyotherium soemmeringi* bei Peters (1869), Stehlin (1899) und Zdarsky (1909) erscheint eine Neubeschreibung für diese Art im einzelnen nicht angebracht. Das von Sandelzhausen vorliegende, sehr vollständige Material erlaubt jedoch Ergänzungen in zahlreichen Punkten, außerdem eine Abgrenzung des Variabilitätsspielraumes

dieser Art insgesamt und bezüglich der Geschlechtsunterschiede. Es befindet sich in der Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und hist. Geologie München (Inventar-Nr. 1959 II).

Die Schädelreste

Erstmals werden durch Funde Aussagen zur Schädelmorphologie von *Hyotherium soemmeringi* möglich gemacht. Es liegen zwei Vorderschädel-Fragmente vor, sowie einige Oberkieferreste, an denen die Jochbeinregion teilweise miterhalten ist. Sie zeigen Merkmale, die bei dieser Art und auch bei dieser Gattung bislang nicht vermutet werden konnten. Eine gesonderte Beschreibung der in Rede stehenden Stücke ist daher gerechtfertigt.

Vorderschädel ♂ (1959 II 305) Taf. 11, Fig. 1; Taf. 12, Fig. 1. Von einem alten Eber stammend; mit vollständiger Bezahnung, ausgenommen I^2 und I^3 dex.; wenig zerdrückt.

Das Schädelfragment ist von der Schnauzenspitze bis zum Frontale und fast bis zum hinteren Palatinumrand erhalten. Der Vorderrand der Orbita fehlt auf beiden Seiten. Die Nasalregion ist auf die Maxillen gepreßt, wodurch die ursprüngliche Höhe des Gesichtsschädels um einiges reduziert wurde. Während die rechte Schädelhälfte stark deformiert vorliegt, zeigt die linke Seite die anfänglichen Proportionen im wesentlichen unverändert. Besonderheiten zeigen sich vor allem in der Eckzahnregion und im Bereich des Processus maxillaris.

Eckzahnregion. Entsprechend dem bedeutenden Durchmesser des oberen Caninen und seiner schräg nach außen weisenden Stellung im Oberkiefer biegt der hintere Alveolenrand und der darüber befindliche Teil der Maxilla markant nach außen. Etwa in der Mitte der Labialseite des Hauers knickt der Alveolenrand recktwinklig nach oben um (Taf. 12, Fig. 1). Gleichzeitig löst sich von der Alveole der Kieferrand in Gestalt einer kragenförmigen Knochenwand ab. Er steigt nahezu senkrecht nach oben, biegt in einem Halbkreisbogen nach vorn um und fällt dann wieder in gerader Linie bis zum Hinterrand der I^2-Alveole ab. Dort erreicht der Kieferrand wiederum das gleiche Niveau wie im Bereich der Prämolaren und Molaren. Der vordere Teil des gewölbten Kieferrandes ist relativ dünn und schneidenartig zugeschärft. Der hintere, über dem Hauer gelegene, stärker gebogene Teil ist zu einer massiven Crista alveolaris verdickt.

Als Entsprechung zu dem aufgewölbten Kieferrand setzt sich eine Depression des Gaumendaches in Richtung der Gaumen-Mittelnaht fort. Sie reicht vom Vorderrand des C sup. bis zum Hinterrand der I^2-Alveole und bezieht den I^3 mit ein. Dessen Alveolarrand ist deshalb nicht horizontal orientiert wie die Alveolen der übrigen Incisiven sowie der Prämolaren und Molaren, sondern schräg gestellt.

Fast die gesamte Länge der Gaumendepression wird von einem Diastema zwischen C sup. und I^3 eingenommen. Seine Abmessung beträgt 16 mm.

Neben dem relativ ausgedehnten Diastema vor dem Hauer findet sich eine sehr kleine Lücke von nur 2 mm zwischen C sup. und P^1 und eine weitere von 3 mm Länge zwischen P^1 und P^2.

Region des Processus maxillaris. Der Processus maxillaris ist nur auf der linken Schädelseite, und dort ebenfalls nur in seinem vorderen Teil, erhalten. Durch die Kompression des Schädels in vertikaler Richtung wurde er ein wenig nach abwärts gedrückt und an seiner Unterseite etwas zerbrochen und zerschert.

Seine Erhaltung ist aber vollständig und unverändert genug, um charakteristische Besonderheiten erkennen zu lassen:

Im Gegensatz zu den meisten Suiden beginnt er nicht als eine etwa über dem M^1 ansetzende, stark nach hinten fliehende Leiste, einer Crista facialis im eigentlichen Sinn. Vielmehr hebt er sich über der Mitte des P^4 unmittelbar hinter dem Foramen infraorbitale als massiver Pfeiler aus der ebenen Fläche des Os maxillare senkrecht heraus. Sein vorderer Rand ist bugförmig zulaufend und quer zur Schädel-Längserstreckung gestellt. Die Außenkante des Prozessus maxillaris ist nicht erhalten. Doch ragte er mindestens 20 mm aus dem Maxillare heraus. Die Dicke in vertikaler Richtung von mindestens 15 mm ist möglicherweise durch die Zerdrükkung sekundär noch etwas reduziert worden. In etwa der gleichen Stärke setzte sich der Processus maxillaris in Richtung des Zygomaticums fort.

In Anlehnung an die Crista facialis, die bei *Sus* die homologe Entsprechung darstellt, ist bei *Hyotherium* in Anbetracht der massigen Ausbildung dieses Elements die Bezeichnung „Thorus facialis" angebracht. Wie die entsprechende Bruchfläche auf der rechten Schädelseite zeigt, reicht die Kieferhöhle, die sich auch in den Thorus facialis hinein erstreckt, an dessen Basis bis unmittelbar hinter das Foramen infraorbitale. Damit besteht der Vorderrand des Thorus an seinem Übergang in die Maxilla-Außenfläche nur aus einer dünnen Knochenwand. Wie der aufgebrochene Thorus facialis der linken Schädelseite demonstriert, reicht die Kieferhöhle aber nicht bis in den äußeren Teil des Maxilla-Fortsatzes hinein. Dieser ist vielmehr zumindest in seinem vorderen Bereich aus massiver Knochensubstanz gebildet.

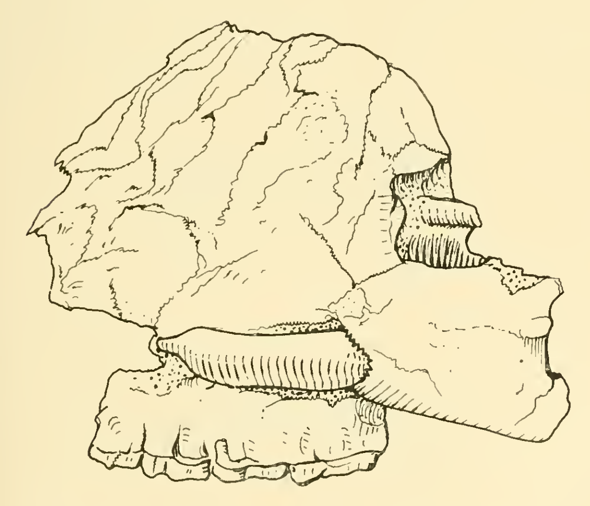


Abb. 1: Zerdrückter Rest eines weiblichen Schädels von *Hyotherium soemmeringi* H. v. Meyer; Sandelzhausen, 1959 II 307; Aufsicht auf die linke Seite; 3/4-fach.

Ähnliche Merkmale am Schädel finden sich lediglich bei dem von PEARSON (1828) aus China beschriebenen Genus *Chleuastochoerus.*

S c h ä d e l r e s t ♀ (1959 II 307). Von einem alten Weibchen stammend; mit vollständiger Bezahnung, ausgenommen I^2 dex.; in Knochenerhaltung liegen die stark zerdrückte linke Seite des Gesichtsschädels sowie Maxillarfragmente der Prämolaren- und Caninregion vor.

E c k z a h n r e g i o n. Trotz der nicht ganz vollständigen Erhaltung werden die geschlechtsbedingten Unterschiede in der Eckzahnregion gut deutlich. Der wesentlich schwächere, prämolariforme Canin sitzt in einer Alveole, deren Außenwand nur wenig verdickt ist. Die bei dem Eber beschriebene, sich von der Alveole ablösende kragenartige Knochenwand fehlt hier völlig. Die Außenwand der Alveole ist lediglich in Richtung der Zahnkrone etwas hochgezogen.

Ein Diastema zwischen C sup. und I^3 ist zwar entwickelt, aber mit etwa 11 mm nicht sehr groß. Eine Depression des Gaumendachs an dieser Stelle war allem Anschein nach nicht oder nur kaum entwickelt. C sup. und P^1 stoßen nicht unmittelbar aneinander. Von einem Diastema im eigentlichen Sinn kann hier jedoch nicht gesprochen werden. Ein deutliches Diastema mit 7 mm Länge befindet sich lediglich zwischen P^1 und P^2.

J o c h b e i n r e g i o n. Hier zeigt sich im wesentlichen die gleiche Ausbildung wie bei dem männlichen Tier. Der Thorus facialis beginnt, wie beim Eber, über dem P^4 und zieht als massiger Rücken zum Zygomaticum. Die Sutur zwischen Maxillare und Zygomaticum ist noch teilweise erhalten. Sie befindet sich, entsprechend den übrigen Suiden, über dem M^3. Die ursprüngliche Höhe des Thorus facialis ist aufgrund der mit der Fossilisation eingetretenen Zerdrückung nicht mehr zu ermitteln, dürfte aber, seiner kräftigen Ausbildung nach zu schließen, den Verhältnissen beim Eber etwa entsprochen haben. Der Umstand, daß der Thorus bei der starken Zerdrückung des Schädels nicht mit deformiert, sondern lediglich in die Maxilla hineingedrückt wurde, zeugt von seinem massiven Bau.

Die besondere Übereinstimmung dieser Schädelregion mit *Chleuastochoerus* zeigt sich beim Vergleich des vorliegenden Stückes (Abb. 1) mit der Abbildung von *Chleuastochoerus stehlini* bei PEARSON (1928, Abb. 6).

Der Vorderrand der Orbita befindet sich, wie bei den übrigen Suiden, über dem Hinterrand des M^3.

R e c h t e s O b e r k i e f e r b r u c h s t ü c k (1959 II 310). Von einem älteren Tier stammend; mit P^4—M^2 und einem Rest des Thorus facialis.

An diesem Stück ist der Vorderrand des Thorus facialis nicht erhalten. Der übrig gebliebene Teil reicht jedoch noch immer bis über das Hinterende des vierten Prämolaren. Das Foramen infraorbitale, von welchem der Hinterrand noch erkennbar ist, lag über der Vorderhälfte des P^4. Damit ergibt sich auch für dieses Stück ein weit nach vorn verlängerter, an seinem Vorderrand mehr oder weniger senkrecht aus der Maxilla herausstrebender Thorus facialis. An seiner vorderen Bruchfläche ist deutlich erkennbar, daß sich die Kieferhöhle in ihrem vordersten Teil nicht bis in den Thorus hinein erstreckt. Der an dem Oberkieferfragment etwa 17 mm messende äußere Teil von der Kieferhöhle bis zum Außenrand des Thorus facialis besteht aus massiven Knochen.

Der Thorus ist etwas zusammengedrückt. Ursprünglich war er wohl dicker und massiver.

O b e r k i e f e r r e s t (1959 II-309). Von einem jüngeren Tier stammend; mit M^3—P^3 sin, M^3—P^3 dex.

Das Foramen infraorbitale liegt bei diesem Exemplar, wie bei den übrigen beschriebenen, über der Vorderhälfte des P^4. Vom Processus maxillaris blieb lediglich der vordere Ansatz erhalten. Er liegt über dem Hinterende des P^4 und läßt gerade eben noch andeutungsweise die charakteristische Ausbiegung aus der Maxillafläche erkennen. Das Foramen infraorbitale ist in den Ansatz des Processus maxillaris nicht in dem Maße mit einbezogen, wie dies bei dem zuerst beschriebenen Eberschädel offenbar der Fall war. Es handelt sich hier aller Wahrscheinlichkeit nach um ein juveniles Merkmal, da der Fossilrest, der Gebißabnutzung nach zu schließen, von einem jüngeren Tier stammt.

O b e r k i e f e r r e s t ; von einem jungen Weibchen stammend, (1959 II 306); mit M^2—P^2 dex. und Alveolen von P^1 und C inf. An dem Stück ist die rechte Hälfte des Gaumendachs mit einem Teil des Gaumenhinterrandes erhalten. Außerdem blieb der rechte Jochbogen mit einem Teil des Orbita-Unterrandes überliefert.

Die Zahnreihe beschreibt eine leichte, S-förmige Doppelbiegung. In Höhe der Caninalveole ist der Maxillarrand ein wenig seitlich ausgebogen. Wie der unmittelbar vor dem Eckzahn sichtbare Hinterrand der I^3-Alveole beweist, hat der Kiefer kein Diastema zwischen dem Canin und dem letzten Schneidezahn besessen. Auch sitzen P^1 und P^2 im Gegensatz zu dem auf S. 132 f beschriebenen Oberkiefer ohne Lücke nebeneinander. Darin, und auch durch die ohne Lücke aneinanderstoßenden P^1 und P^2, differiert das Stück auch von dem auf S. 134 besprochenen, ebenfalls weiblichen Oberkieferrest, bei dem die Zahnreihe des Vordergebisses ein wenig auseinandergezogen ist. Der Grund für den engen Zahnbesatz muß wohl in dem relativ geringen Lebensalter des Tieres gesehen werden. Der dünne schneidenartige Palatinumhinterrand beschreibt einen leichten Bogen. Er differiert damit deutlich von

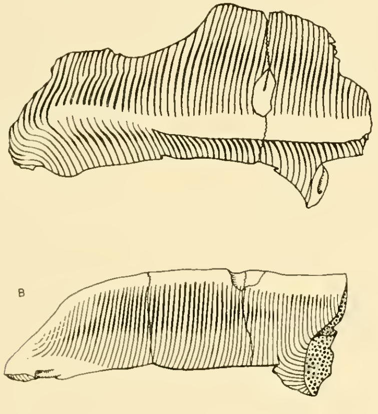


Abb. 2: Linkes Jochbogenfragment von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 347; A: Ansicht von der Außenseite, B: von ventral; ca. 3/2-fach.

dem gerundeten, weit zur Choanenöffnung hochgebogenen Palatinumhinterrand bei „*Hyotherium*“ *palaeochoerus* und auch bei *Potamochoerus*. Der Jochbogen strebt kammförmig aus der Maxilla heraus und zieht, sich allmählich verbreiternd, nach rückwärts. Seine Oberseite hat konvexe, seine Unterseite dagegen konkave Wölbung. Nach dem noch erhaltenen Unterrand der Orbita zu schließen, befand sich ihre vordere Begrenzung über der Mitte des M^3, was ebenfalls auf ein noch nicht völlig ausgewachsenes Tier schließen läßt.

Processus maxillaris-Rest (1959 II-347). Bei dem in Rede stehenden isolierten Rest handelt es sich lediglich um das vorderste Teilstück des Jochbogens. Seine hintere Bruchfläche folgt der Sutur zwischen Maxillare und Zygomaticum. Da das Teilstück völlig unzerdrückt erhalten ist, kann es den Bau dieser Region sehr überzeugend demonstrieren (Abb. 2). Danach baut sich der größte Teil des Thorus facialis aus massiven Knochen auf. Auch an diesem Stück erkennt man deutlich die konkave, sich rinnenartig nach rückwärts fortsetzende Wölbung der Unterseite und die konvex gebogene Oberseite des Knochenkamms. Der Größe nach stammt das Fragment von einem Weibchen.

Das Oberkiefergebiß

I^1: Die Außenwand der Krone ist gleichmäßig konvex gebogen. Die Innenwand ist ebenfalls konvex, aber in der Mitte etwas geknickt. Alle vorliegenden Zähne besitzen hinter der Schneide, die zwei Drittel des Kronenaußenrandes einnimmt, eine deutliche, gut isolierte Knospe. Der innere Kronenrand wird von einem schmalen Zingulum gebildet. Es beginnt am vorderen Ende der Schneide und steigt dann in seinem vorderen Drittel steil zur Kronenbasis ab. Dort, wo das Zingulum die Kronenbasis erreicht, besitzt der Zahn seine größte Breite. An der gleichen Stelle befindet sich ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägter Knick, indem das Zingulum hier etwas nach einwärts lenkt. In seinem weiteren Verlauf, nämlich mit Beginn des letzten Drittels, biegt der Randsaum wieder nach auswärts und erreicht dann das Hinterende des Zahnes. Dort löst sich das Innenzingulum auf, oder es schließt sich mit einem von der bereits erwähnten hinteren Außenknospe nach hinten ziehenden, mäßig markanten Außengrat zusammen. Der Knick der inneren Kronenwand setzt sich auf der Innenseite der Wurzel fort. Ihre Außenseite ist eben oder schwach konkav eingesenkt. Insgesamt resultiert damit für die sich schnell nach unten verjüngende Wurzel ein flach dreiseitiger Querschnitt.

Der an dem Vorderschädel 1959 II-305 erhaltene I^1 sin. läßt den einspringenden Winkel im Verlauf des Innenzingulums zwischen dem zweiten und dem letzten Drittel vermissen. Die Krone hat damit einen annähernd ovalen Umriß.

I^2: Die hierzu vorliegenden Exemplare entsprechen dem bei H. v. MEYER (1834, Taf. 8, Fig. 73a—d) von der Typlokalität Georgensgmünd abgebildeten I^2 weitgehend. Lediglich der zu dem weiblichen Schädel 1959 II-307 gehörende I^2 sin. besitzt eine gegenüber den übrigen etwas verlängerte Krone. Demgemäß ist die Wurzel unmittelbar unter der Krone mehr langgestreckt, um dann nach unten hin spitz zuzulaufen.

I^3: Ebenso wie die zweiten oberen Incisiven stimmen auch die dritten mit dem entsprechenden bei H. v. MEYER, Taf. 8, Fig. 72a—d abgebildeten Zahn gut überein.

C sup.: Aus Sandelzhausen liegen, zusammen mit den in den Schädelresten sitzenden Eckzähnen, drei weibliche und sieben männliche Caninen vor. In beiden Geschlechtern weist dieser Zahn eine erhebliche Variation auf.

Die Variabilität der männlichen Hauer läßt sich am geeignetsten durch ihre beiden Extreme darstellen. Sie unterscheiden sich in Form und Größe recht deutlich.

Die Krone der kleineren Hauer hat etwa ovalen Querschnitt. Ihre Außenseite ist schwach gewölbt. Auf der Innenseite verläuft etwas hinter der Mitte eine vertikale, gut gerundete Kante. Sie teilt die linguale Kronenwand in eine konvex gebogene, breitere Vorderfläche und eine wesentlich schmälere, außerdem ein wenig konkav eingesenkte hintere Fläche auf. Nach unten setzt sich die Kante auf die Wurzel fort und verläuft so, daß gegen das Wurzelende hin die Vorderfacette an Breite zunimmt, während die hintere Facette sich zunehmend verschmälert, bis sie mit Erreichen der Wurzelspitze schließlich ganz verschwunden ist. Außen- und Innenseite der Krone treffen längs zweier gut erkennbarer Kanten stumpfwinkelig aufeinander. Auf der Hinterseite bilden sie einen niederen, schneidenartig zugeschärften Grat. Die Schmelzbekleidung reicht auf der Innenflanke des Hauers weiter wurzelwärts als auf der Außenflanke. An der Vorder- und Hinterkante des Zahnes dringt sie jeweils in Gestalt einer schmalen, spitz zulaufenden Zunge auf die Wurzel über. Auf der Labialseite des Hauers zeigt sich die untere Schmelzbegrenzung schwach gelappt, wie in Fig. 3, Taf. 12, erkennbar. An der Außenseite weicht der Schmelzrand in einem etwas sinusförmigen Bogen weit gegen die Krone zurück. Die Wurzel besitzt auf ihrer Labialseite eine deutliche, vertikale Furche als letzte Reminiszenz einer früheren Wurzelspaltung. Die Zementauflage der Wurzel ist gering. Lediglich auf der Außenseite des Zahnes wird der sinusförmige Schmelzrand von einer wulstartigen Zement-Verdickung begleitet.

Die Zahnkrone der größeren Hauer hat insgesamt einen rundlicheren Querschnitt. Dies rührt von der stärker gewölbten Außenseite und der kräftiger ausgebildeten, aber ebenfalls gerundeten Kante auf der Innenseite der Krone her. Der Verlauf des Schmelzrandes stimmt an der Labialseite mit dem vorigen, schwächeren Hauertyp überein. Auf der Lingualseite zeigen sich dagegen veränderte Verhältnisse: Hier dringt die Schmelzbedeckung auf der Kante der Labialseite zungenartig gegen die Wurzel vor, während er auf der Vorderfacette ziemlich weit, auf der Hinterfacette etwas weniger kronenwärts zurückweicht. Der Zementbelag auf der Wurzel ist beträchtlich. Besonders dick ist er auf den tief usierten Hauern großer, alter Tiere. Die Zementauflage hebt sich bei diesen entlang dem Schmelzunterrand bis zu 2 mm heraus.

Eine Mittelstellung in bezug auf die beiden Hauertypen kommt den Caninen des auf S. 132 f. beschriebenen Eberschädels zu. Nach ihrer Größe gehören sie dem kleineren Hauertyp an. In ihrem Umriß und in der Ausbildung der Schmelzzunge auf der lingualen Kronenseite entsprechen sie dem zweiten Hauertyp. Der Grad der Zementbildung nimmt eine Zwischenstellung ein.

Von den drei weiblichen oberen Caninen wurde einer isoliert gefunden, die beiden anderen gehören zu dem auf S. 134 beschriebenen Schädelrest. Alle drei entsprechen in ihrer Kronenausbildung dem von PETERS (1869, Taf. 1, Fig. 2a—c) abgebildeten Zahnexemplar. Der isolierte C sup. besitzt nur eine einzige, kräftige, seitlich komprimierte Wurzel. Auf ihrer Außenseite verläuft eine schwache vertikale Furche, womit zumindest eine Tendenz zur Wurzelteilung angedeutet ist (Taf. 12, Fig. 8). Die insgesamt etwas schwächeren C sup. des Schädelrestes sind dagegen

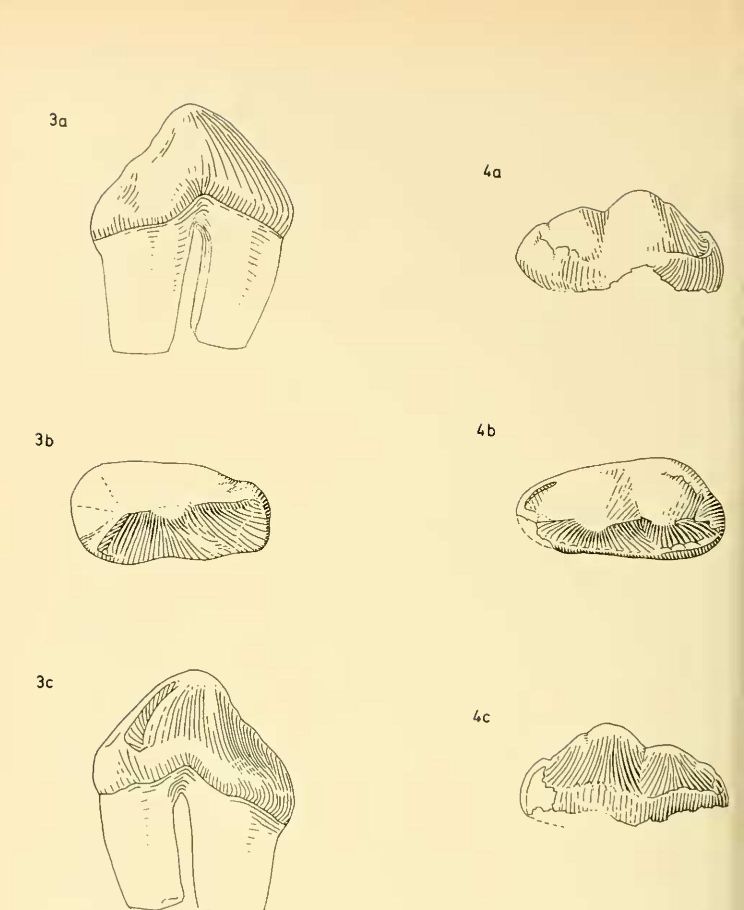


Abb. 3: P^1 dex von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 352; a) Ansicht von labial, b) von oben, c) von lingual; (invers!) 3fach.

Abb. 4: P^1 sin von *Korynochoerus palaeochoerus* (KAUP) nov. gen.; Gauweinheim, 1956 I 520 f; a) Ansicht von labial, b) von oben, c) von lingual; 3fach.

zweiwurzelig. Die Wurzelspaltung reicht jedoch nicht bis ganz zur Krone hinauf, sondern betrifft etwas mehr als die unteren zwei Drittel der Wurzel (Taf. 12, Fig. 9).

P 1 : Seine beträchtliche Größenschwankung betrifft vor allem die Zahnlänge (vergl. Abb. 10).

Der Zahn besitzt eine einzige, etwas vor der Kronenmitte gelegene Spitze. Die beiden Schneiden ziehen in einer Diagonalen über die Krone und sind, entsprechend der variierenden Zahnlänge, unterschiedlich flach geneigt. Die Vorderschneide knüpft an der vorderen Innenecke, die rückwärtige Schneide an der hinteren Außenecke der Kronenbasis an. Die vordere Schneide ist etwas kürzer als die rückwärtige, ein wenig steiler und hat entweder gleichmäßige oder nach vorn etwas zunehmende Neigung. Die hintere, etwas flachere Schneide ist gleichmäßig geneigt oder etwas durchhängend. An der Innenecke des Kronenhinterrandes macht sich bisweilen ein Wulst bemerkbar, der als erste Anlage eines Talons zu verstehen ist. Auf diese Weise wird er dem P^2 zum Teil sehr ähnlich. Von diesem unterscheidet er sich aber durch geringere Größe und außerdem stets durch die beiden eng hintereinanderstehenden, nur durch einen schmalen Spalt voneinander getrennten, Wurzeln.

Die Differenzen zwischen dem einspitzigen P^1 von *Hyotherium soemmeringi* und dem langgezogenen zweihügeligen ersten Prämolaren von *„Hyotherium" palaeochoerus* werden aus Abb. 3 und 4 ersichtlich.

P 2 : Er gleicht in seiner Gestalt im wesentlichen dem P^1, differiert aber vor allem in der fortgeschritteneren Talonbildung an der Innenecke des Kronenhinterrandes. Außerdem besitzt er bereits ein mehr oder minder deutliches, nur in der Mitte unterbrochenes Innenzingulum. Es ist in seinem hinteren Teil etwas ausgebogen, wodurch die Zahnkrone an dieser Stelle etwas über die Wurzel ausladet. Bei einem der vorliegenden P^2 ist das letzte Stück des Innenzingulums wulstartig aufgetrieben. An einem anderen Exemplar setzt es sich in ein kurzes Schlußzingulum fort. An allen Zähnen macht sich dort, wo die rückwärtige Schneide die Außenecke der Krone erreicht, eine mehr oder weniger deutliche Knospe bemerkbar. Eine ähnliche, jedoch schwächere Verdickung findet sich an der vorderen Innenecke des Zahnes am Endpunkt der Vorderschneide.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen am P^1 sitzen die Wurzeln am P^2 entsprechend seiner größeren relativen Länge weiter voneinander entfernt. Zudem divergieren sie nach unten hin sehr deutlich.

P 3 : Eine allgemeine Beschreibung des dritten oberen Prämolaren findet sich bei Peters (1869, S. 206).

Der Zahn entspricht in seinem Bau prinzipiell dem P^2. Das Talonid an der hinteren Innenecke der Krone ist aber so sehr vergrößert, daß der Zahn einen keilförmigen Umriß mit der Spitze nach vorn und einer geradegestreckten Hinterwand annimmt. Die Breite über der Hinterhälfte des Zahnes ist relativ zum Vorderteil sehr variabel. Die annähernd kegelförmige Hauptspitze hat eine stumpfe Vorderkante und eine etwas schärfere Hinterschneide. Am Beginn der rückwärtigen Schneide sitzt unmittelbar hinter dem Haupthöcker eine niedrigere, unselbständige zweite Spitze. Die Zingulumbildung ist an dem Zahn unterschiedlich deutlich. Ein Vorderzingulum zeigt sich z. T. sehr prägnant ausgeprägt, fehlt aber in anderen Fällen ganz. Der hintere Teil des Innenzingulums ist an dem Talonlobus meist wulstartig angeschwollen, manchmal sogar zu einem kleinen Innenhügel aufgetrieben, seltener schmal. Am Verschmelzungspunkt des Schlußzingulums mit der Hinterschneide sitzt in der Regel eine kleine Knospe. Alle Zähne sind zweiwurzelig.

Als das eine Extrem der P^3-Variation ist der P^3-Typ an dem männlichen Schädel 1959 II-305 mit nur wenig keilförmigem Umriß, schlankem Haupthügel, schwachem Talon und nur untergeordneter Zingulumbildung zu nennen. Auf der anderen Seite steht der P^3-Typ des Oberkieferrestes 1959 II-309, der sich durch einen massigen Haupthügel, einen gut ausgebildeten, höckerartigen Talonlobus und deutliche Zingula auszeichnet. Die hintere Wurzel ist an dem zweiten P^3-Typ stärker in Querrichtung verbreitert und besitzt eine deutlichere Tendenz zur Wurzelspaltung als der erste Typ. Zu dem ersten gehört ebenfalls der P^3 des von ZDARSKY (1909) aus Loeben bekanntgemachten Oberkiefers (Taf. 7, Fig. 8).

P^4: Der allgemeine Bau des P^4 von *Hyotherium soemmeringi, mit seinen* zwei Außenhügeln und dem einen Innenhöcker ist durch die Beschreibungen von PETERS (1869), STEHLIN (1899) und ZDARSKY (1909) genügend bekannt. Die Umrißschwankungen des etwa trapezförmigen, nach innen verschmälerten, Zahnes beziehen sich in erster Linie auf seine Länge (vergl. Abb. 10). Von den beiden Außenhügeln ist der hintere schwächer oder deutlich schwächer, selten gleich stark entwikkelt. Von Interesse ist der Verlauf der die beiden Außenhöcker trennenden Furche auf der Zahnaußenwand: Bei der überwiegenden Zahl der Fälle läuft diese senkrecht hinab und setzt sich dann als Depression der Kronenwand bis zwischen die beiden Außenwurzeln mehr oder minder deutlich fort. Dabei kommt die Furche weder mit der vorderen noch mit der hinteren Außenzingulum-Girlande in Berührung. Diese sind vielmehr frei an den Außenhügelabhängen aufgehängt (Abb. 5). Die Außenzingulum-Girlanden werden jedoch nicht immer deutlich ausgebildet.

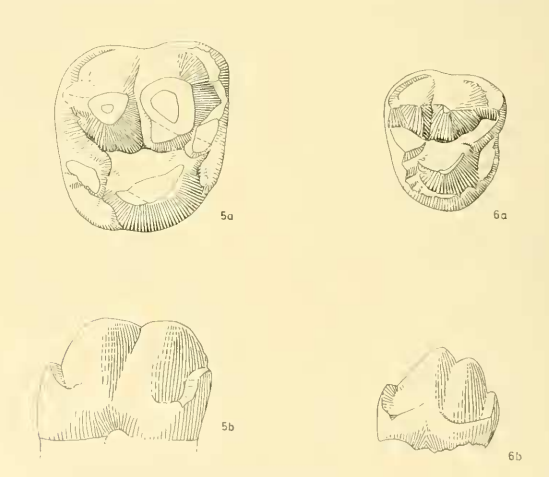
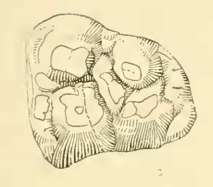


Abb. 5: P^4dex. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER aus Max. dex. Sandelzhausen 1959 II 311; a) Ansicht von oben, b) von labial; 2^1 2fach.

Abb. 6: P^4 dex. von *Palaeochoerus aurelianensis* STEHLIN; Wintershof-West, 1937 II 18639; a) Ansicht von oben, b) von labial; 2^1 2fach.





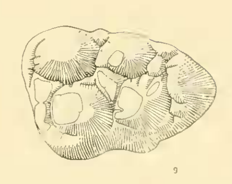


Abb. 7: M^3 sin. von *Korynochoerus palaeochoerus* (KAUP) nov. gen.; Gauweinheim, 1956 I 520; 1½fach.

Abb. 8: M^3 sin. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 310; 1½fach.

Abb. 9: M^3 sin. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 309; 1½fach.

An dem P^4 des Eberschädels 1959 II-305 fehlt die vordere Außenzingulum-Girlande. Die hintere greift dafür weit nach vorn und verschmilzt im Bereich der Außenfurche mit der Außenwand des Vorderhügels. Dadurch entstehen Verhältnisse, die an sich für *Palaeochoerus* bezeichnend sind (Abb. 6). Gleiche Verhältnisse finden sich bei dem von ZDARSKY (1909, Taf. 7, Fig. 8) abgebildeten P^4. Hier ist der Hinterhügel deutlich schwächer. Die Außenfurche verläuft schräg nach hinten unten und nimmt mit dem hinteren Außenzingulum Verbindung auf. Der Labialabhang des vorderen Außenhügels hat deshalb etwa dreiseitigen Umriß.

Die oberen Molaren: Zu den Molaren läßt sich über das bei PETERS (1869, S. 211) und STEHLIN (1899, S. 47 ff.) Gesagte hinaus nichts wesentlich Neues berichten. Zur Größenvariation sei auf Abb. 10 verwiesen.

Die Ausbildung des Talons am M^3 zeigt innerhalb eines umgrenzten Spielraumes Schwankungen. An zahlreichen Zähnen ist es nur schwach entwickelt und geht über die Gestalt eines etwas verbreiterten, voluminösen Schlußzingulums nicht wesentlich hinaus (Abb. 8). Bei anderen M^3 ist die Kronenhinterwand mehr gebogen, und aus dem Schlußzingulum haben sich mehrere Warzen entwickelt. Die relativ stärkste Talonbildung zeigt der M^3 des auf S. 135 beschriebenen, beidseitig erhaltenen Oberkieferrests (1959 II-309): Hier ist die Hinterwand der Talon-Partie ebenfalls stark gebogen. Statt eines Zingulums findet sich aber ein massiger, breiter Querwulst, der bereits die Neigung zur Ausbildung eines medianen Talonhöckers erkennen läßt (Abb. 9).

Auch der progressivste M^3 bleibt in der Größe des Talons hinter dem M^3 von „*Hyotherium*“ *palaeochoerus* weit zurück (vergl. Abb. 7 u. 9).

Der Unterkieferkörper

Der Ramus ascendens fällt durch besondere Breite auf und verjüngt sich deutlich nach oben. Sein Vorderrand neigt sich schräg nach hinten und leitet in einen schwachen Processus coronoideus über. In seinem unteren Teil dehnt sich der aufsteigende Kieferast weit nach rückwärts aus, so daß der gleichmäßig gerundete Processus angularis etwas weiter nach hinten ausgreift als der Processus articularis. Der zahntragende Teil der Mandibel variiert auffällig in Stärke und Höhe. Es scheint sich um eine altersbedingte Eigenart zu handeln. Dafür spricht die Tatsache, daß von vier untersuchten weiblichen Individuen die beiden niedrigeren Kieferreste den jüngeren Tieren, die kräftigeren und höheren dagegen den älteren Tieren angehören. Die Unterkiefer besitzen statt eines einzigen Foramen mentale vier bis sechs dicht beieinander liegende, kleine Nervenaustritte. An den Mandibeln der älteren Tiere ist das unter der Vorderwurzel des P_2 gelegene mit Abstand das größte.

Das Unterkiefergebiß

Das umfangreiche Material zur Unterkieferbezahnung hat neue Beobachtungen vor allem an den Caninen und am P_4 ermöglicht.

Die Incisiven: Sie wurden von PETERS (1869), HOFMANN (1888) und ZDARSKY (1909) durch Beschreibungen und Abbildungen eingehend bekanntgemacht. Besonders gut sind die Schneidezähne eines Unterkiefers vom Labitschberg an der Abbildung von HOFMANN (1888, Taf. 10, Fig. 1 und 2) zu studieren. Der I_3 ist hier sehr kräftig und besitzt, ebenso wie der I_2 und I_1, einen markanten Grat auf der Innenfläche der Krone, dem eine stabilisierende Funktion zukommt. Der I_3 ist an dem Kiefer vom Labitschberg relativ groß und unterscheidet sich damit von dem I_3 des weiblichen Unterkiefers (1959 II-307) aus Sandelzhausen recht deutlich. An dieser Mandibel besteht ein gewisses Mißverhältnis zwischen den I_2 und I_1, die ebenso kräftig entwickelt sind wie an der Mandibel vom Labitschberg und dem dritten Incisiven, der in seiner Größe etwas mehr reduziert ist. Wie die fehlende Abnutzung im Gegensatz zu der intensiven Usur der I_1 und I_2 erweist, war der dritte Schneidezahn an dem Unterkiefer von Sandelzhausen bereits weitgehend von der Greif- und Schneidefunktion des Vordergebisses ausgeschlossen. In der gleichen Richtung ist das Fehlen der stabilisierenden Mittelrippe auf der Kroneninnenseite zu interpretieren. Da die Mandibel vom Labitschberg von einem Männchen, der Sandelzhausener Unterkiefer dagegen von einem Weibchen stammt, könnte die unterschiedlich fortgeschrittene Reduktion des I_3 geschlechtsbedingt sein. Dagegen spricht aber die sehr kleine Alveole an dem Unterkieferrest des Ebers 1959 II-305. Außerdem liegen zwei isolierte I_3 aus Sandelzhausen vor, die sich von dem besprochenen des weiblichen Tieres in nichts unterscheiden.

C inf.: Die dreiseitige, scrofische Form des unteren männlichen Hauers von *Hyotherium soemmeringi* ist aus der Literatur gut bekannt. Entgegen STEHLIN (1899, S. 239) ist der Zahn aber bewurzelt. Der Übergang von der schmelzbedeckten Krone zur Wurzel erfolgt auf den drei Facetten des Eckzahns in verschiedenem Abstand von der Hauerspitze. Auf der Hinterseite endet der Schmelzbelag bereits 5 mm unter der Eckzahnspitze. Die Außenseite ist dagegen, von distal gerechnet, mindestens über eine Länge von 7 bis 8 cm mit Schmelz bedeckt. Dann beginnt sich

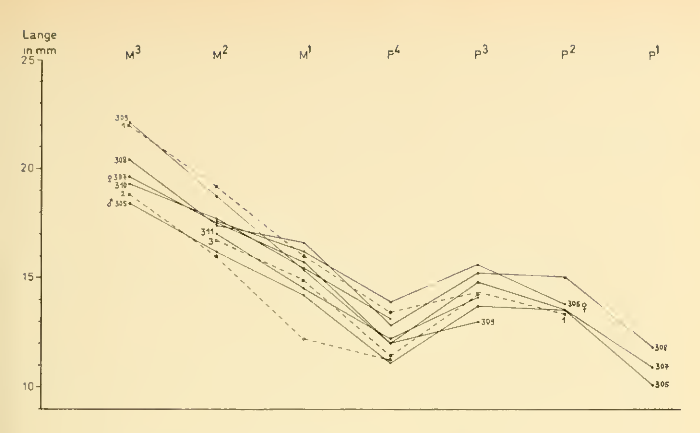


Abb. 10: Längenmaße der Oberkieferzahnreihen von *Hyotherium soemmeringi* H. v. Meyer aus verschiedenen Fundpunkten:
305—311 Sandelzhausen (die Zahlen entsprechen den Inventarnummern)
1 Hochtregist bei Voitsberg in Steiermark (Thenius 1956, S. 378)
2 Vordersdorf in Steiermark (Thenius 1956, S. 378)
3 Feisternitz bei Eibiswald in Steiermark (Thenius 1956, S. 378)

die Schmelzbedeckung in der Mitte der Facette zu teilen, und die Wurzel tritt in einem schmalen Streifen zutage. Während sich dieser Streifen keilförmig verbreitert, weicht die Schmelzbedeckung gleichzeitig mehr und mehr gegen die Kanten zurück. Dort, wo der Schmelz ganz von der Außenseite des Hauers verdrängt ist, spaltet sich auf der Innenseite die Schmelzbedeckung ebenfalls in zwei zu den Kanten zurückweichende Bänder. Zuletzt zieht der Schmelzbelag nur noch auf den Kanten weiter wurzelwärts. Sobald er auch hier verschwunden ist, beginnt der eigentliche Wurzelbereich, in dem sich die Hauerkanten mehr und mehr abrunden. Außerdem verkleinert sich der Querschnitt des Zahnes. Im unmittelbaren Bereich des Wurzelendes schließt sich die Pulparöhre ganz. Die Wurzel hat nun einen runden Querschnitt.

Die Wurzel wird von einer etwa 1 mm dicken Zementkruste bedeckt. Sie reicht mit gleichbleibender Dicke bis an die Grenze des Schmelzbelags heran und bricht dort, ohne auszudünnen, unvermittelt ab. Z. T. ist der Zement noch ein wenig auf den Schmelzbelag überschoben. Die Zementkruste hat anfänglich glatte Oberfläche und wird mit Annäherung an das Wurzelende zunehmend rauh und körnig.

Der längste erhaltene Hauer mißt 10,5 cm. Die Schmelzbedeckung auf der Innenfacette ist noch nicht geteilt und die Pulparöhre noch offen und relativ weit. Da dieses Exemplar von einem erwachsenen Tier stammt, beginnt sich die eigentliche Wurzelregion erst im längst adulten Stadium auszubilden. Die Usurfläche ist im Frühstadium der Abkauung langgestreckt und bildet einen ziemlich spitzen Winkel

mit der Vorderkante des Hauers. Im weit fortgeschrittenen Stadium der Abkauung wird der Ankauungswinkel stumpfer und die Usurfläche damit kürzer.

Der viel schwächere untere Eckzahn des Weibchens zeigt dolchartige Krümmung und einen ebenfalls dreiseitigen, aber verrucosen Querschnitt. Dabei ist die Innenseite nur geringfügig breiter als die Außenseite und die wesentlich schmälere Hinterfacette des Zahnes, auf der die Schmelzbekleidung fehlt, rinnenartig eingesenkt. Auf der Lingualseite des Zahnes reicht der Schmelz weiter wurzelwärts als auf der Labialseite.

P_1: Er besitzt eine einspitzige, von der Seitenansicht dreieckige Krone und variiert in seiner Gestalt merklich.

Der P_1 des männlichen Unterkiefers 1959 II-315 hat zwei Wurzeln. Die Kronenspitze ist deutlich nach vorn verschoben und durch zwei Sagittelschneiden mit dem Vorder- und Hinterende der Krone verbunden. Durch die Stellung der Zahnspitze hat die Vorderschneide steilere Neigung als die Hinterkante. Die Länge der Krone übertrifft ihre Höhe.

Ein entgegengesetztes Extrem der Variabilität stellt der P_1 der weiblichen Mandibel 1959 II-307 dar. Dieser Zahn ist einwurzelig, obwohl er durch tiefe Furchen auf der Innen- und Außenseite eine klare Tendenz zur Wurzelteilung aufweist. Die Zahnkrone ist fast ebenso hoch wie lang. Ihre Spitze sitzt etwa in der Mitte. Die vordere Sagittelschneide neigt sich, von der Spitze beginnend, zunächst nur wenig und fällt dann immer steiler und schließlich nahezu senkrecht zur Vorderwurzel ab. Die Hinterschneide ist insgesamt flacher geneigt und ein wenig durchhängend. Neben dieser Schneide hat sich weiter lingual eine zweite, ebenso deutliche Sagittalkante herausgebildet. Die Krone dieses P_1 hat dadurch, wie der vor ihr sitzende C inf., drei Facetten. Die äußere ist leicht konvex bewölbt, die Innenseite dagegen eben. Die von den zwei Hinterkanten begrenzte hintere Facette ist rinnenartig eingesenkt.

Der P_1 der weiblichen Mandibel 1959 II-312 nimmt gegenüber den beiden vorstehend beschriebenen Typen eine Mittelstellung ein. Sie drückt sich darin aus, daß die hintere Innenkante nicht in so klarer Ausprägung auftritt wie an dem zuletzt erwähnten Exemplar. Sie beginnt am unteren Kronenrand der Innenseite zunächst markant, verliert sich aber mehr und mehr im Bereich der Spitze. Dadurch ist die Hinterfacette viel weniger deutlich abgegrenzt. Die Wurzel ist, ihrem erhaltenen Rest nach zu schließen, ungeteilt und zeigt nur geringe Tendenz zur Aufspaltung.

P_2: Alle zweiten unteren Prämolaren sind zweiwurzelig. Ihr Variabilitätsspielraum ist ebenfalls beträchtlich. Die Spitze des Zahnes befindet sich in der Mitte (1959 II-312) oder ist etwas nach vorn verschoben (1959 II-313). Die Kronenhöhe schwankt erheblich. Dementsprechend ändert sich auch die Steilheit der Vorder- und Hinterschneide. Eine zweite, mehr lingual gelegene, Kante findet sich nur in einem einzigen Fall blaß angedeutet, und zwar an derjenigen Mandibel, welche diese Erscheinung in noch viel entschiedenerer Ausprägung am P_1 zeigte (Mand., 1959 II-307). Alle vorliegenden Zähne besitzen zumindest eine blasse Andeutung eines Vorderzingulums als Abschluß der vorderen Schneide. Ebenso ist an allen Zähnen der Hinterrand der Krone etwas nach rückwärts über die hintere Wurzel hinausgezogen und durch ein kurzes, nach lingual laufendes, Schlußzingulum betont. An dem P_2 der Mandibel 1959 II-312 findet sich durch die Verstärkung des Schlußzingulums sogar die erste Andeutung eines Talonids.

P_3: Auch bei diesem Zahn ist eine gewisse Variabilität in Form und Größe zu bemerken. Es liegen etwas größere, hochkronigere Exemplare mit steileren Schneiden (1959 II-314) neben kleineren und niedrigeren Typen vor (1959 II-307). Die Talonidbildung ist deutlich (1959 II-307 u. 313) bis nahezu fehlend (1959 II-316). Das Vorderzingulum befindet sich am Unterrand der Krone und setzt nur in einem Fall etwas höher an. Meist ist die oberste Zacke der gezahnten Hinterschneide ein wenig kräftiger als die übrigen. Verschiedentlich deutet sich dadurch ein schwacher akzessorischer Höcker hinter der Hauptspitze an.

Der P_3 ist wie sein vorderer Nachbar zweiwurzelig.

P_4: Er besitzt eine stiftförmige Vorderwurzel und eine querverbreiterte, an ihrem Unterende z. T. schwalbenschwanzartig aufgespaltene Hinterwurzel. Da dem P_4 für systematische und auch phylogenetische Erwägungen relativ viel Bedeutung zukommt, werden die Haupttypen dieses bei *Hyotherium soemmeringi* sehr variablen Zahnes im folgenden einzeln beschrieben:

P_4 (1968 II-341, Abb. 15): Innen- und Außenwand des länglichen Zahnes verlaufen nahezu parallel. Die Krone besteht aus einem hoch aufgebauten, dreispitzigen vorderen Teil und, durch eine Querkerbe getrennt, aus einem etwas niedrigeren, zweihöckrigen Talonid. Von den drei Spitzen des vorderen Kronenteils sitzen zwei

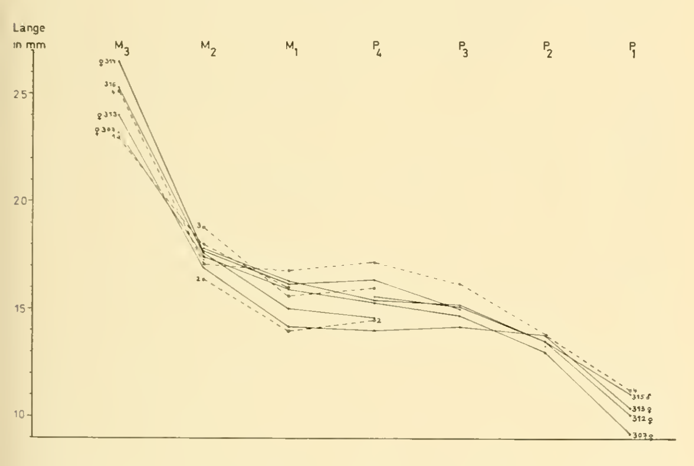


Abb. 11: Längenmaße der Unterkieferzahnreihen von *Hyotherium soemmeringi* H. v. Meyer aus verschiedenen Fundpunkten:

307 und 312—316	Sandelzhausen (die Zahlen entsprechen den Inventarnummern)
1	Georgsgmünd (H. v. Meyer 1834, S. 45)
2	Seegraben bei Leoben in Steiermark (Mottl, 1961, S. 7)
3	Fohnsdorf in Steiermark (Mottl 1961, S. 7)
4	Labitschberg bei Gamlitz in Steiermark (Thenius 1956, S. 378)

unmittelbar hintereinander, während sich der dritte Höcker lingualwärts etwa neben der hinteren Außenspitze befindet. Der vordere Außenhügel erhebt sich über der Vorderwurzel und bildet die höchste Erhebung des Zahnes. Von ihm fällt eine schneidenartig zugeschärfte, schwach gekerbte vordere Sagittalkante fast senkrecht zur vorderen Innenecke des Zahnes ab. Sie trifft das an der Kronenbasis haftende kurze Vorderzingulum. Unmittelbar vor der vorderen Außenspitze wird durch eine kleine Querkerbe eine unvollständige Vorderecke angedeutet. Die hintere Außenspitze ist schwächer und mit dieser durch einen kurzen Längsgrat verbunden. Durch je eine, auf der Labial- und Lingualseite absteigende Vertikalfurche wird sie vom Vorderhügel gut abgegrenzt. Von dem hinteren Außenhöcker steigt ein schmaler Grat nach rückwärts steil bis in die Talonidkerbe ab. Der lingualwärts neben dem hinteren Außenhügel sitzende Innenhügel lehnt sich dicht an diesen an und erreicht die gleiche Höhe. Seine Vorderseite wird durch eine Vertikalfurche von dem Lingualabhang des hinteren Außenhügels gut abgesetzt. Nach rückwärts sind die beiden Spitzen durch einen schmalen Mediangrat voneinander geschieden. Er entspringt zwischen den beiden Höckern und fällt steil in die „Talonidkerbe" ab. Diese setzt sich auf der Innen- und Außenseite des Zahnes als markante Furche bis fast zur Kronenbasis fort. Die Talonidpartie des Zahnes erreicht nur Dreiviertel der vorderen Kronenhöhe. Sie besteht aus einem kegelförmigen, kräftigen Vorderhügel und einem zweiten, unmittelbar dahinter angeklebten Höcker, welcher dem vorderen an Höhe und Volumen deutlich nachsteht. An der Labialseite des hinteren Talonidhügels setzt auf halber Höhe ein kurzes Schlußzingulum an. Es fällt schräg nach vorn außen ab und kommt an der Grenze zwischen Talonid und vorderem Kronenteil zuende. An die Labialseite des Talonids lehnt sich ebenfalls auf halber Höhe eine kleine Innenknospe an.

Sehr ähnlich, aber noch ein wenig extremer gebaut als der besprochene P_4, ist das von Zdarsky (1909, Taf. 10, Fig. 1 und 2) und Thenius (1956, Abb. 7a, b) abgebildete P_4-Exemplar des Unterkiefers vom Labitschberg (bei Gamlitz, Steiermark) entwickelt. Die vor dem vorderen Außenhügel beschriebene Zacke ist hier zu einer zusätzlichen Vorderspitze angewachsen. Der Vordergrat des Zahnes, die Vorderzacke, der vordere Außenhöcker und der hintere Außenhügel liegen in der Mediansagittalen und bilden zusammen eine gezackte Schneide. Der Innenhügel hat an dieser Schneide keinen Anteil. Er ist niedriger und deutlich abgegrenzt.

P_4 aus Mand. dex. M_3—P_3, Sandelzhausen 1959 II-314: Der Zahn ist im Gegensatz zu dem zuvor geschriebenen etwas angekaut. Proportionelle Abweichungen im Vorderteil der Krone sind aber noch gut beurteilbar: Danach dominiert der vordere Außenhügel deutlich. Der Innenhügel ist in geringem Abstand schräg dahinter angelehnt. Dafür hat der hintere Außenhügel gegenüber dem vorigen Exemplar sehr an Volumen abgenommen, wie an den entsprechenden Furchen auf der Zahnaußenwand erkennbar ist. Auf der Vorderschneide macht sich in halber Höhe eine kleine Anschwellung bemerkbar, und das Vorderzingulum reicht höher hinauf als an dem zuvor beschriebenen P_4-Keimling. Die Talonidpartie des Zahnes ist breiter als der vordere Kronenteil.

P_4 der Mandibel Sandelzhausen 1959 II-312: Das Zahnexemplar zeigt geringe Abkauungsspuren. Sein hinterer Außenhügel ist mit der Innenspitze verschmolzen. Dadurch resultieren ein dicht hinter dem vorderen Außenhügel sitzender, nur wenig nach lingual ausgelenkter Hinterhügel und eine Höckerstellung, die entfernt an den P_4 von *Sus scrofa* erinnert (Abb. 14).

Die unteren Molaren: Die M_1 und M_2 zeigen den für die Suiden charakteristischen stereotypen Bau. Sie sind bei H. v. MEYER (1834), PETERS (1869), STEHLIN (1899) und THENIUS (1956) gut beschrieben und abgebildet. Eine detaillierte Untersuchung des stereotypen Furchenmusters der Suidenmolaren hat HÜNERMANN (1963, S. 349 f) unternommen.

Das Milchgebiß

Oberkieferrest mit D^4—D^3 dex. (1959 II-348): Der D^4 gleicht im Umriß dem ersten Molar, ist aber etwas kleiner und vor allem niedriger als dieser. Die vier kegelförmigen Haupthügel ragen nur wenig über die Kronenbasis empor. An ihren usierten Spitzen wird die nur sehr dünne Schmelzbekleidung sichtbar. Die noch erhaltene hintere Innenwurzel ist vom Zahnkörper deutlich abgespreizt.

Der dreihügelige D^3 hat keilförmigen Umriß, wobei die abgestumpfte Keilspitze nach vorne weist. Der median gelegene, kegelförmige Vorderhöcker überragt die beiden ebenfalls konischen Hinterhügel um ein geringes. Entlang der Hinterseite, der Lingualseite und dem Vorderrand der Kronenbasis läuft ein schwaches Zingulum. Den drei Höckern des Zahnes entsprechen drei Wurzeln.

D^2 dex. (1959 II-349): Er gleicht in seinem Kronenbau dem P^2, hat aber noch schlankere Gestalt und eine nur dünne Schmelzbekleidung. Von den beiden Wurzeln ist die vordere erhalten. Sie ist wesentlich schwächer als die des P^2, nach vorn abgespreizt und läuft nach unten in eine dünne Spitze aus.

Mand. sin. eines männlichen Jungtieres (1968 II-317) mit M_2—D_2 und nachrückendem P_4 und C inf.-I_1.

Die drei an dem Kiefer erhaltenen Milchzähne lassen sich sehr gut mit der Abbildung einer D_4—D_2-Reihe aus Leoben (THENIUS 1956, Abb. 3a, b) vergleichen. D_3 und D_2 des vorliegenden Unterkiefers sind allerdings ein klein wenig robuster gebaut, was damit zusammenhängen kann, daß es sich bei dem Sandelzhausener Rest um den eines Männchens handelt.

3 Folgerungen für die Taxionomie der Hyotheriinae und Suinae

Da die an den Sandelzhausener Resten zutage getretenen Schädelmerkmale bei *Hyotherium* nicht vermutet wurden, hat die Gattung bezüglich ihrer systematischen und phylogenetischen Stellung innerhalb der Suiden stets Fehleinschätzungen erfahren. Die ungenügende Kenntnis der Morphologie von *Hyotherium* führte verschiedentlich zu Mißverständnissen, die über den Genus-Rahmen weit hinausreichten. Dies gilt insbesondere für einzelne Aspekte der jüngst von THENIUS (1970) vorgelegten systematischen und phylogenetischen Interpretation der Suidenfamilie, innerhalb derer das Genus *Microstonyx* von den Suinae abgetrennt und unter die Hyotheriinae eingereiht wurde.

Die beiden erstmals durch PILGRIM (1928) in einem Genus vereinigten und in jüngster Zeit vor allem von HÜNERMANN (1968) in ihrer generischen Übereinstimmung bekräftigten Spezies *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER und *„Hyotherium" palaeochoerus* (KAUP) müssen aufgrund der vorliegenden Schädel- und Gebißreste wiederum getrennt und verschiedenen Gattungen zugewiesen werden. Wie sich darüber hinaus zeigen läßt, gehören sie sogar zwei weitgehend unabhängigen Formenkreisen innerhalb der Suiden an.

3.1 Suidae Gray, 1821

Hyotheriinae Cope, 1888

3.1.1 *Hyotherium* H. v. Meyer, 1834

Hyotherium ist in der Schädelbildung von allen derzeit bestehenden Gattungen gut unterscheidbar. Nach den Gebißmerkmalen hebt es sich ebenfalls deutlich von anderen Formen ab. Lediglich gegenüber *Palaeochoerus* ist die Genusgrenze unscharf.

Diagnose: Vertreter der Hyotheriinae mit sehr ausgeprägtem Sexualdimorphismus in Schädel und Eckzähnen. Obere Hauer des Ebers kräftig und von einer Alveolarcrista manschettenartig umgeben. Weiblicher C sup. schwach, prämolariform ein- bis zweiwurzelig und ohne Begleitung einer Crista alveolaris. Männchen mit langem Diastema zwischen C sup. und I^3 und ausgeprägter Gaumendepression zwischen C sup. und I^2. Jochbogen in beiden Geschlechtern als kammartiger „Thorus facilis" bis über den P^4 nach vorn verlängert.

Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1834

Bemerkung: Neben *Hyotherium soemmeringi* unterschied H. v. Meyer in einer späteren Veröffentlichung (1841) noch eine weitere Spezies durch die Bezeichnung *Hyotherium medium*. Stehlin (1899, S. 44) verstand sie als kleinere Unterart von *Hyotherium soemmeringi*. Klähn (1925, S. 180) und Thenius (1956, S. 351) stellten dagegen deren Berechtigung in Frage. Wie der Vergleich mit dem zahlreiche Individuen umfassenden Material von Sandelzhausen ergibt, fallen die als *Hyotherium medium* oder var. *medium* bezeichneten Funde sowohl in ihrer Größe als auch morphologisch ganz in den Variabilitätsbereich von *Hyotherium soemmeringi*. Es handelt sich lediglich um Reste schwächerer Tiere.

Nachdem *„Hyotherium" palaeochoerus* aus der Gattung *Hyotherium* ausgeschieden werden muß, verbleibt zunächst nur die Spezies *Hyotherium soemmeringi*. Ebenfalls zu *Hyotherium* zu rechnen sind wahrscheinlich die Reste eines Suiden aus dem Untermiozän von Budenheim (Mainzer Becken), die bisher noch einer eingehenden Bearbeitung harren und auf S. 24 kurz besprochen werden.

Synonymie: Da *Hyotherium soemmeringi* im Miozän zu den häufigen Säugetierfunden gehört, ist sein Name in der Literatur weit verbreitet. In zahlreichen Fällen ist nachträglich nicht mehr ergründbar, ob eine Nennung sich wirklich auf einen Rest von *Hyotherium soemmeringi* oder aber auf einen anderen Suiden bezog. In der nachfolgenden Synonymieliste wurden daher nur abgebildete Stücke und eingehendere Besprechungen aufgeführt. Bloße Erwähnungen sind nicht berücksichtigt.

1832 *Chaeropotamus Sömmerringii* — H. v. Meyer: Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. S. 422 (ohne Abbildung).

1834 *Hyotherium Sömmeringii* H. v. Meyer: Die foss. Zähne und Knochen und ihre Ablagerungen in der Gegend v. Georgensgmünd in Bayern. S. 43 ff., Taf. 2, Fig. 9—17, Taf. 8, Fig. 68, 72, 73.

1869 *Hyotherium Sömmeringi* H. v. Meyer — Peters: Denkschr. k. Akad. Wiss. math. nat. Cl., 29, S. 196, Taf. 1, Fig. 1—10, Taf. 2, Fig. 1—9.

1888 *Hyotherium Soemmeringi* H. v. MEYER — HOFMANN: Jb. k. k. Geol. R. A., 38, S. 588 ff, Taf. 10, Fig. 1 und 2.

1891 *Hyotherium Meissneri* H. v. MEYER — HOFMANN: Jb. k. k. Geol. R. A., 40, S. 524 f.

1891/93 *Hyotherium Sömmeringi* H. v. MEYER — ZITTEL: Handb. d. Paläontologie. 1. Abt. Paläozoologie, Bd. 4, S. 341, Abb. 279 A, B, C.

1899 *Hyotherium Sömmeringi* H. v. MEYER — LAUBE: Sitzber. deutsch. nat. med. Ver. Böhmen. Nr. 8, S. 3, Abb. 1.

1899/1900 *Hyotherium Sömmeringi* H. v. MEYER — STEHLIN: Abh. schweiz. paläont. Ges. 26/27, S. 11 ff, Taf. 6, Fig. 3, Taf. 7, Fig. 18.

1899/1900 *Hyotherium Sömmeringi* var. *medium* H. v. MEYER — STEHLIN: Abh. schweiz. paläont. Ges., 26/27, S. 11 ff, Taf. 7, Fig. 17.

1904 *Hyotherium Sömmeringi* H. v. MEYER — HOFMANN & ZDARSKY: Jb. k. k. Geol. R. A., 54, S. 585, Taf. 15, Fig. 2—9.

1909 *Hyotherium Soemmeringi* H. v. MEYER — ZDARSKY: Jb. k. k. Geol. R. A., 59, S. 255, Taf. 7, Fig. 1—11.

1916 *Hyotherium Soemmeringi* H. v. MEYER — SCHLOSSER: Abh. k. Akad. Wiss. math. nat. Kl., 28/6, S. 21 f, Taf. 2, Fig. 3, 5, 20, 21, 25, 26, 27, 29.

1918 *Hyotherium Sömmeringi* H. v. MEYER — ZITTEL: Grundzüge der Paläontologie, 3. Aufl., S. 535, Abb. 683.

1924 *Hyotherium Sömmeringi* H. v. MEYER — KLÄHN: Die Säuger des badischen Miozäns. S. 179 f u. 203 f., Taf. 8, Fig. 3—6, 29, 30, 32, 34.

? 1953 *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER — THENIUS: N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 96, S. 70, Abb. 31.

1956 *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER — RINNERT: Palaeontogr. 107, Abt. A, S. 3, Taf. 1, Fig. 1—3.

1956 *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER — THENIUS: Sitzber. Österr. Akad. Wiss. math. nat. Kl., Abt.; 165, H. 4 u. 5, S. 347 ff, Abb. 3—13.

1961 *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER — MOTTL: Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Technik, 22, S. 6 ff, Taf. 1, Fig. 2 a, b.

v 1963 *Hyotherium* sp. W — HÜNERMANN: Senck. leth., 44, S. 346, Abb. 1, 3.

1963 *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER 1834 — HÜNERMANN: Senck. leth. 44, Abb. 9.

1963 *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER 1834 — CTYROKY & FEJFAR: Geologiske Prace—Zpravy 27, S. 152, Abb. 3a, b, 4a, b, 5a—f.

1968 *Hyotherium* sp. — HÜNERMANN: Schweizer Paläont. Abh., 68, S. 32 f.

1970 *Hyotherium* sp. — MÜLLER, A. H.: Lehrb. d. Paläozoologie, Bd. III, Teil 3, Abb. 281.

non 1937 *Hyotherium soemmeringi* var. *media* H. v. MEYER — LASKAREV: Annales geol. Pennins. Balkan, 14, S. 87 ff, Taf. 1, Fig. 1—12.

non 1940 *Hyotherium ? soemmeringi* H. v. MEYER — STROMER v. REICHENBACH: Abh. Bayer. Akad. Wiss. math. nat., Abt. N. F. 48, S. 42, Taf. 2, Fig. 9.

D i a g n o s e : Spezies der Gattung *Hyotherium* mit deutlich größeren Abmessungen als die Palaeochoerusarten. Obere männliche Hauer mit ovalem bis rundlich polygonalem Querschnitt und im adulten Stadium mit dicker Zementauflage auf der Wurzel. Untere männliche Hauer extrem hochkronig und erst im fortgeschrittenen adulten Stadium bewurzelt. Talon des oberen letzten Molaren als wulstartig verdicktes Zingulum oder als quergedehnter, niederer Höcker ausgebildet.

A r t b e s c h r e i b u n g : Die neuen Beobachtungen an dem bisher reichsten und vollständigsten Material zu *Hyotherium soemmeringi* erfordern über den Rahmen dieses Genus hinaus eine relativ weitreichende Umorientierung in der gegenwärtigen taxionomischen und phylogenetischen Beurteilung verschiedener Suiden-

gattungen. Dies ist der Grund, weshalb die Beschreibung der Funde von Sandelzhausen an den Anfang gestellt wurde und ihre taxionomischen Konsequenzen erst jetzt und getrennt zur Sprache kommen. Für die morphologische Beschreibung sei deshalb auf S. 4 ff, für die Größenvariabilität auf Abb. 10 und 11 verwiesen.

Hyotherium sp. *B*

Eine zweite Hyotheriumart ist durch Funde aus den Hydrobienschichten von Budenheim (Untermiozän, Mainzer Becken) belegt und soll hier lediglich der Vollständigkeit halber erwähnt werden. Unter den Resten befindet sich ein Oberkieferfragment (Senckenberg-Museum M-4657) mit teilweise erhaltener Jochbogenregion, welche Merkmale zeigt, die eine Einordnung in das Genus *Hyotherium* erfordern. Der Jochbogen ist an diesem Exemplar, wie bei der genannten Gattung, in Gestalt eines Thorus facialis weit nach vorn verlängert. Der unmittelbare Ansatz des Jochbogenvorderrandes auf der Maxilla ist nicht erhalten. Der in gleicher Höhe bis über den M^1 reichende Außenrand des überlieferten Jochbogenabschnitts beweist jedoch, daß der vordere Ansatz des Processus maxillaris etwa über dem P^4 gelegen haben muß. Die Dorsalfläche des Processus maxillaris ist in ihrem vordersten Bereich konkav eingesenkt. Diese Einsenkung findet sich bei *Hyotherium* und *Chleuastochoerus* wieder; nur reicht sie bei diesen als breite Rinne bis etwa zum Hinterrand des Jochbogenabsatzes.

Das Oberkiefergebiß zeigt indessen das von *Palaeochoerus* gewohnte Bild. Dies gilt ebenso für die mitbelegten Unterkieferreste.

Die Artzugehörigkeit dieses Materials zu beurteilen, ist schwierig, weil eine Revision der untermiozänen Suiden bislang noch nicht vorliegt. Die Art *Palaeochoerus meissneri* H. v. MEYER ist in den Dimensionen vergleichbar. Sie besitzt aber, wie der bei H. v. MEYER (1850, Taf. 2 A—C) abgebildete Schädel im Original zeigt, einen so abweichenden P^3 (mit fehlendem Innenlobus, hochgezogenem Schlußzingulum und flach geneigter Hinterkante), daß eine artliche Übereinstimmung schon allein aufgrund dieses Zahnes nicht gegeben ist. *Palaeochoerus aurelianensis* STEHLIN jedoch ist zu klein. *Propalaeochoerus waterhousi*, welcher der Größe nach ebenfalls in Frage kommen könnte, ist durch seinen fliehenden Jochbogenansatz nicht vergleichbar.

Eine genauere Untersuchung des Materials steht noch aus.

3.1.2 Beziehungen zwischen *Hyotherium* und benachbarten Gattungen

Sehr enge Beziehungen zeigt *Hyotherium* zu *Palaeochoerus* POMEL und *Propalaeochoerus* STEHLIN sowie zu *Chleuastochoerus* PEARSON. Die Merkmalsübereinstimmung mit *Palaeochoerus* äußert sich dabei vor allem in der Gebißmorphologie, während die Verwandtschaft mit *Chleuastochoerus* deutlicher in den gemeinsamen Schädelspezialisierungen zum Ausdruck kommt.

Hyotherium und *Palaeochoerus*

Vergleiche zwischen *Hyotherium* einerseits und der insgesamt kleinwüchsigeren Gattung *Palaeochoerus* andererseits sind in der Literatur bereits wiederholt angestellt worden (STEHLIN 1899, S. 47 ff). Die Sandelzhausener *Hyotherium*-Funde brachten indessen bezüglich Schädel und Gebißausbildung unvermutete, sehr charakteristische Abweichungen zutage. Eine erneute Besprechung der verwandtschaftlichen Beziehungen beider Formen ist daher vonnöten.

Die Länge des Facialschädels und die Lage der Orbita stimmen bei beiden Gattungen etwa überein. Von einem nach vorn verlängerten, kielförmigen Processus maxillaris (= Thorus facialis, vergl. S. 133) findet sich aber bei *Palaeochoerus* keinerlei Andeutung. Ebenso fehlt die kragenförmige Alveolarcrista, welche die obere Caninregion der *Hyotherium*-Eber auszeichnet.

Die Ausbildung des Gebisses ist bei beiden Formen im wesentlichen übereinstimmend. Dies gilt in erster Linie für die oberen und unteren Molaren, die sich nur durch geringere Größe unterscheiden. Lediglich an den M^3_3 ist die Talon- bzw. Talonidbildung bei *Hyotherium* im Durchschnitt etwas mehr fortgeschritten.

Am oberen P^4 von *Palaeochoerus* dominiert der vordere Außenhügel gegenüber dem hinteren deutlich. Dies kommt vor allem auch darin zum Ausdruck, daß bei dieser Gattung die Furche auf der Zahnaußenwand, welche die beiden Höckerabhänge voneinander abtrennt, nicht zwischen die Außenwurzeln, sondern schräg nach hinten unten verläuft. Das hintere Außenzingulum ist dadurch nicht am Hinterhügel, sondern am Labialabhang des vorderen Außenhügels aufgehängt (vergl. Abb. 6). Der hintere Außenhöcker erhält damit, trotz fast ebenbürtiger Stärke, einen etwas unselbständigen Charakter. Beim Genus *Hyotherium* sind, bis auf seltene Ausnahmen, die beiden Außenspitzen des P^4 nahezu gleichwertig. Das hintere Außenzingulum hat keine Beziehung zum vorderen Außenhöcker, sondern ist am Labialabhang des hinteren Hügels aufgehängt.

Der untere P_4 zeigt bei den Palaeochoeren sehr ähnliche Ausbildung. Er ist jedoch kürzer und, relativ zu seiner Länge, etwas höher als bei *Hyotherium*. Der bei *Palaeochoerus* vertretene Typ (*Palaeochoerus meissneri* H. v. Meyer und *Palaeochoerus aurelianensis* Stehlin) mit seiner über den Außenhügel ziehenden, mehrzackigen Schneide und einem gegenüber dem Außenhügel deutlich nach hinten versetzten, sehr selbständigen Innenhügel ist innerhalb der *Hyotherium*-Variabilität nur zu einem geringen Prozentsatz verwirklicht. Bei dieser Gattung finden sich darüber hinaus auch andere Typen. Am abweichendsten ist der P_4 (1959 II-312, Abb. 14), bei dem der Innenhügel nahezu völlig hinter den Außenhügel gerückt ist und mit diesem zusammen eine Sagittalschneide bildet. In der Ausgestaltung des Talonids — mit einem Haupthügel und einer dahinter angeklebten, niedrigeren zweiten Knospe — verhalten sich beide Gattungen etwa gleich.

Die männlichen Eckzähne von *Hyotherium* sind bedeutend extremer entwickelt als die von *Palaeochoerus*. Zwar ist der C inf. von *Hyotherium* im Gegensatz zu Stehlin (1899, S. 239) ebenfalls bewurzelt, doch unterscheidet er sich gegenüber *Palaeochoerus* aufgrund der bedeutenderen Kronenlänge und im adulten Stadium durch die krustenartige Zementauflagerung auf der Wurzel. Die männlichen C sup. besitzen abweichend von *Palaeochoerus* insgesamt rundlichen Querschnitt und eine mehr oder weniger kräftige, vertikale Kante auf der Zahninnenseite. Der C sup. der alten *Hyotherium*-Eber zeichnet sich ebenfalls wie der untere Hauer durch eine dicke Zementumkleidung der Wurzel aus. Die weiblichen Eckzähne sind bei beiden Gattungen weitgehend konform entwickelt.

Hyotherium und *Propalaeochoerus*

Propalaeochoerus zeigt, ganz entsprechend seinem, mit *Palaeochoerus* verglichen, noch primitiveren Gesamtcharakter geringere Übereinstimmung mit *Hyotherium*. Die besondere Ursprünglichkeit wird in der Zweiwurzeligkeit der unteren

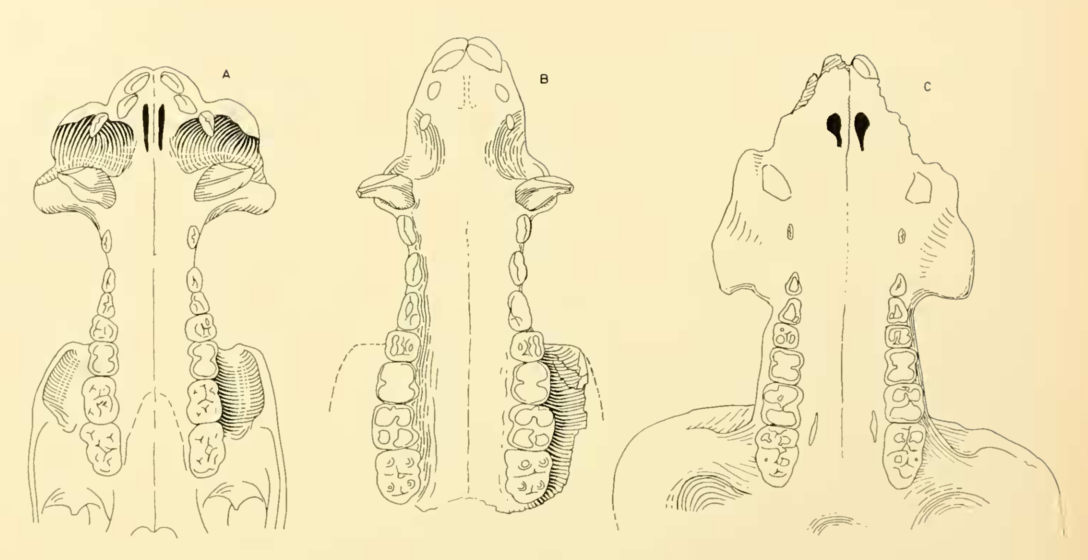


Abb. 12: Die Merkmale der Eckzahn- und Jochbogenregion bei den Ebern von *Chleuastochoerus*, *Hyotherium* und *Korynochoerus* nov. gen.
A) *Chleuastochoerus stehlini* Pearson (umgezeichnet nach nach Pearson 1928, Abb. 17)
B) *Hyotherium soemmeringi* H. v. Meyer; Sandelzhausen, 1959 II—305 (Rekonstruktion durch Spiegelung der linken, unzerdrückten Schädelseite an der Gaumenmittelnaht)
C) *Korynochoerus palaeochoerus* (Kaup) nov. gen.; Johnsdorf bei Fehrling, Oststeiermark (umgezeichnet nach Mottl 1966, Taf. 3)
Die Schädel sind auf gleiche Größe gebracht.

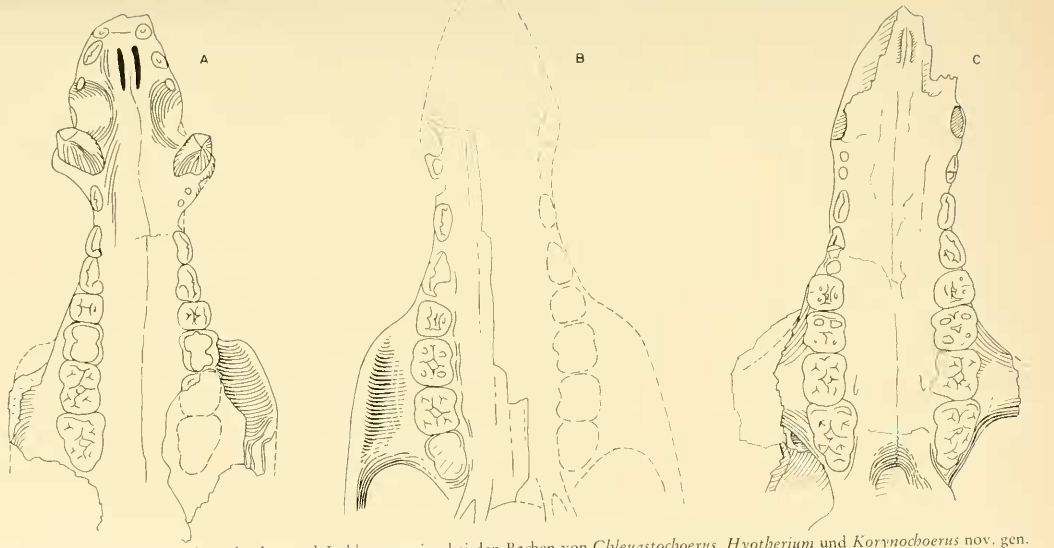


Abb. 13: Die Merkmale der Eckzahn- und Jochbogenregion bei den Bachen von *Chleuastochoerus*, *Hyotherium* und *Korynochoerus* nov. gen.

A) *Chleuastochoerus stehlini* PEARSON; locality 73, Südost-Shansi, China (umgezeichnet nach PEARSON 1928, Abb. 13)

B) *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 306

C) *Korynochoerus palaeochoerus* (KAUP) nov. gen., Original STROMER VON REICHENBACH, 1928, Taf. 2, Fig. 20; Flinz von München; Sammlung München AS 103

Die Schädel sind auf gleiche Größe gebracht.

Molaren (STEHLIN 1899, S. 107) besonders deutlich. Ansonsten gilt sowohl für den Vergleich des Schädels als auch des Gebisses mit *Hyotherium* im wesentlichen das bei *Palaeochoerus* bereits Gesagte. Klare Abweichungen sind jedoch in der Ausbildung des P_4 zu erkennen: Bei *Propalaeochoerus (Propalaeochoerus waterhousi* POMEL, *Propalaeochoerus gergovianus* DE BLAINV. & CROIZET und *Propalaeochoerus leptodon* DAL PIAZ) findet sich vor den beiden nebeneinander sitzenden Hauptspitzen des Zahnes ein dritter, wesentlich niedrigerer Höcker ausgebildet. Die Vorderknospe und die beiden Hauptspitzen sowie die sie verbindenden Kanten bilden zusammen eine „Trigonid-Gruppe".

Hyotherium und *Chleuastochoerus*

Die erstmals belegten Schädelreste zu *Hyotherium* zeigen Spezialisierungen, die auf eine besonders enge Verwandtschaft mit *Chleuastochoerus* PEARSON hinweisen. Beide Gattungen besitzen einen massiven kielförmigen Thorus facialis (= „prezygomatic shelf" bei PEARSON, 1928, S. 24) auf der Wangenfläche, der seine Entstehung u. a. der Vorverlagerung des Processus maxillaris bis zum P^4 verdankt. Beide Formen bilden außerdem eine bogenförmig geschwungene Crista alveolaris über bzw. vor dem oberen Hauer aus. Diese Sonderentwicklungen in der Schädelbildung sind bei *Chleuastochoerus* aber viel weiter fortgeschritten. So findet sich z. B. die zuletzt erwähnte Alveolarcrista bei *Chleuastochoerus* in beiden Geschlechtern, während bei *Hyotherium* nur die Eber ein solches Merkmal besitzen. Die männlichen Tiere erreichen in der Spezialisierung der Eckzahn- und Jochbogenregion etwa den Entwicklungsgrad der *Chleuastochoerus*-Weibchen (vergl. Taf. 11, Fig. 1 u. Taf. 12, Fig. 1, mit PEARSON, 1928, Abb. 11, 12, 13, 14 b). Die *Chleuastochoerus*-Eber zeichnen sich dagegen durch noch extremere, z. T. sogar exzessive Entwicklung dieser Regionen aus. Die massivere, noch weit mehr seitlich ausladende Alveolarcrista der Männchen ist vor allem in den Abb. 10a—c, 14, 16 und 17 bei PEARSON gut erkennbar. Den Beginn exzessiver Knochenauswüchse bei adulten Ebern zeigt für die Eckzahnregion Abb. 10c und für den vorderen Außenrand des Thorus facialis Abb. 15. PEARSON nennt diese Erscheinungen recht zutreffend „cauliflower growth".

Neben diesen recht deutlichen, aber graduellen Unterschieden sind vor allem in der Ausgestaltung der Alveolarcrista bei den beiden Gattungen auch Abweichungen zu bemerken, die nicht ohne weiteres aus der verschieden weit fortgeschrittenen Spezialisierung erklärt werden können: Die Alveolarcrista löst sich bei *Hyotherium* von dem oberen Hauer ab und umschließt ihn manschettenartig. Bei *Chleuastochoerus* liegt sie an der Außenseite des Hauers an und löst sich erst an dessen Vorderseite von ihm ab.

Der Facialschädel ist bei *Chleuastochoerus* etwas mehr verlängert als bei *Hyotherium.* Der damit verbundene Verlust des geschlossenen Prämolarengebisses ist mehr im Unterkiefer als im Oberkiefer zu bemerken. Diastemata sind im oberen Prämolarengebiß von *Chleuastochoerus* meist etwas mehr entwickelt (PEARSON, Abb. 14a) als bei *Hyotherium*, können aber ebenso gut fehlen (PEARSON, Abb. 13). Stets deutlich ausgeprägt sind sie dagegen an den *Chleuastochoerus*-Mandibeln, und zwar bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise.

In der Gebißmorphologie herrscht zwischen den Gattungen gute Übereinstimmung. Differenzen zeigen sich zunächst in dem bei *Chleuastochoerus* viel geringeren Sexualdimorphismus der Eckzähne: Während die *Hyotherium*-Weibchen verrucose

C inf. und prämolariforme C sup. aufweisen, kommen die *Chleuastochoerus*-Weibchen in der Gestaltung der Eckzähne fast den Ebern gleich. Sie unterscheiden sich von diesen in der Hauptsache nur durch ihre etwas schwächere Ausbildung.

Graduelle Unterschiede zeigen sich an den M^3_3. Sie besitzen bei *Chleuastochoerus* etwas kräftigere Talon- bzw. Talonidanhänge. Diese sind jedoch starken Schwankungen unterworfen, was aus PEARSONS Abb. 24 hervorgeht.

Bedeutsamer scheinen die Abweichungen im Prämolarengebiß zu sein. Der P^3 von *Chleuastochoerus* ist relativ zu den Molaren und zum P^4 schwächer, als dies bei *Hyotherium* der Fall ist. Der untere P_4 besitzt den Abbildungen PEARSON's zufolge offenbar stets nur zwei Hauptspitzen. Sie sind näher zusammengerückt als bei *Hyotherium*. Das Vorderzingulum ist, nach Taf. 2, Fig. 3 zu schließen, relativ weit, nämlich bis auf halbe Kronenhöhe heraufgezogen. Das Talonid des P_4 unterscheidet sich bei den beiden Gattungen nur unbedeutend.

3.2 Suinae ZITTEL, 1893

3.2.1 *Korynochoerus* nov. gen.

Bemerkung: Ein Vergleich der Sandelzhausener Schädelreste von *Hyotherium soemmeringi* mit dem von MOTTL (1966) bekanntgemachten Schädel des „*Hyotherium*" *palaeochoerus* sowie Gebißvergleiche machen evident, daß von einer generischen Übereinstimmung der beiden Formen keine Rede sein kann. Die Merkmalsabweichungen der beiden Arten reichen sogar soweit, daß sie zwei verschiedenen Subfamilien (sofern man überhaupt gewillt ist, solche zu unterscheiden) zugewiesen werden müssen. Eine ausführliche Begründung der hier neu einzurichtenden Gattung sowie eine Diskussion der systematischen Zusammenhänge mit den nahestehenden Genera, aber vor allem auch der Differenzen gegenüber *Hyotherium* wird nachfolgend gegeben.

Diagnose: Vertreter der Unterfamilie Suinae mit breiter Stirnfläche und zwischen Frontale und Occipitalkamm deutlich eingeschnürtem Hinterhaupt. Jochbögen mit mäßig ausgebildeter Incisura infraorbitalis. Obere männliche Hauer kräftig und gerade; Krone mit Wurzel insgesamt von kolbenförmiger Gestalt.

Namensgebung: Der obere Canin des Männchens ist für das hier zu benennende Genus sehr charakteristisch und zeichnet es gegenüber allen derzeit bekannten Suinengattungen aus. Die Bezeichnung „*Korynochoerus*" (nach koryne [griech.] = Kolben) wird dem gerecht.

Typusart: *Korynochoerus palaeochoerus* (KAUP).

Korynochoerus palaeochoerus (KAUP) 1833

Bemerkung: Die Artdiagnose, welche HÜNERMANN (1968, S. 17) gab, war ganz auf die Unterscheidung gegenüber der vermeintlich nächstverwandten Spezies *Hyotherium soemmeringi* ausgerichtet. Aufgrund der vorliegenden Untersuchungen ist *Korynochoerus palaeochoerus* jedoch aus der Nähe von *Hyotherium soemmeringi* wegzurücken. Dies kommt in einer Neufassung der Diagnose zum Ausdruck. Da *Korynochoerus* bisher der einzige bekannte Vertreter der neuen Gattung ist, sind Art- und Genusdiagnose identisch.

D i a g n o s e : Siehe Gattungsdiagnose S. 28.

B e s c h r e i b u n g : Hinsichtlich der Artbeschreibung von *Korynochoerus palaeochoerus* sei auf die ausführlichen neueren Darstellungen von MOTTL (1966) und HÜNERMANN (1968) verwiesen.

3.2.2 Die systematische Stellung von *Korynochoerus* nov. gen.

Kürzlich hat THENIUS (1970) eine neue Sicht der Systematik und Phylogenie der rezenten Suiden einschließlich der besser belegten fossilen Gattungen vorgelegt. Die Diskussion der taxionomischen Stellung von *Korynochoerus* wird deshalb in erster Linie auf einer Auseinandersetzung mit seiner Beurteilung bestimmter Zusammenhänge beruhen. Eine Gegenüberstellung der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zur Abgrenzung von *Korynochoerus* gegenüber anderen Gattungen muß jedoch an den Anfang gestellt werden.

Korynochoerus und *Hyotherium*

Schwerwiegende Abweichungen finden sich am Schädel in der Eckzahn- und Jochbogenregion. Die horizontal verlaufende, über und hinter dem oberen männlichen Hauer gelegene, Alveolarcrista von *Korynochoerus* stellt einen ganz anderen Ausbildungstyp dar als bei *Hyotherium*, nämlich den bei den Suinae am häufigsten verbreiteten. *Hyotherium* hat in der Gestalt der manschettenförmigen, über und vor dem Hauer gelegenen, Crista alveolaris eine völlig andere Spezialisierungsrichtung eingeschlagen. Dies kommt ebenfalls in dem engen räumlichen Zusammenhang der Alveolarcrista mit der vor dem C sup. gelegenen Depression des Gaumendachs zum Ausdruck. Wie fremd diese Spezialisierungsrichtung dem Typ von *Korynochoerus* ist, wird an dem mit *Hyotherium* zu einem Formenkreis gehörenden *Chleuastochoerus* noch weiter deutlich.

Eine zweite, sehr bedeutsame Differenz zwischen den beiden verglichenen Gattungen besteht in der Form des Jochbogens der Eber. *Korynochoerus* besitzt einen seitlich weit ausladenden, in seinem Vorderteil deutlich verbreiterten, Jochbogen. Sein Vorderrand ist stumpf gerundet und befindet sich etwa über der Mitte des M^2 (MOTTL 1966, Taf. 2 und 3). Demgegenüber ist der Jochbogen bei *Hyotherium* weniger nach der Seite als nach vorn ausgedehnt. Er zieht in Form eines massiven Wangenkiels bis über den Hinterrand des P^4 (d. h., bis unmittelbar hinter das Foramen infraorbitale) und fällt dann mehr oder weniger senkrecht zur Wangenfläche ab (vergl. Taf. 11, Fig. 1). Ebenso deutlich sind die Unterschiede beim weiblichen Geschlecht: Während der Jochbogen der *Korynochoerus*-Weibchen breit auf der Wangenfläche aufsetzt, strebt er beim weiblichen Hyotheriumschädel als schmaler waagrechter Knochenkamm aus dem Maxillare heraus.

Nicht so ins Auge fallend und, abgesehen von der Gestaltung des P_4 inf., auch nicht so schwerwiegend, sind die Differenzen im Gebiß: An dem oberen Hauer des *Korynochoerus*-Ebers dringt die Schmelzbedeckung auf der Innenseite der Krone als breites Band weit gegen die Wurzel vor, während sich bei *Hyotherium* an dessen Stelle allenfalls ein mäßiger Schmelzlobus findet. Der obere P^1 von *Korynochoerus* ist sehr niedrig, etwas langgezogen und zweigipfelig, wogegen *Hyotherium* einen einspitzigen, mehr karnivorenähnlichen ersten Prämolar besitzt. Bei *Korynochoerus*

ist der M^3 durch einen nach hinten sich charakteristisch verjüngenden Talonanhang verlängert. Er wird in der Überzahl der Fälle von einem einzigen, median gelegenen Talonhöcker eingenommen. Die Talonbildung am M^3 von *Hyotherium* kommt indessen nicht wesentlich über das Stadium eines verstärkten Schlußzingulums hinaus.

Während den zuletzt erwähnten Gebißmerkmalen kein übermäßiges Gewicht zugemessen werden darf, kommt dem P_4 inf. eine weittragendere Aussagekraft zu. Bereits PILGRIM (1926) hat die P_4-Merkmale zur systematischen und phylogenetischen Beurteilung von Suiden herangezogen. Wie ein Vergleich der zahlreichen Suidengattungen vor Augen führt, scheint aber die Möglichkeit von Konvergenzerscheinungen bei diesem Zahn in hohem Maße gegeben. Dies gilt vor allem für die vereinfachten P_4-Typen, und zwar deshalb, weil nach der Zusammenschmelzung von Kronenstrukturen nachträglich nur schwer beurteilt werden kann, welche Konstellation sie ursprünglich eingenommen hatten und mit welchen Elementen anderer P_4 sie in Wirklichkeit zu parallelisieren seien. Eine Reihe miozäner und unterpliozäner Suidengattungen ist in der P_4-Gestaltung immerhin so gebildet (weil noch sehr primitiv; vergl. phylogenetische Diskussion S. 160 f.), daß ihr gemeinsames Bauprinzip ohne weiteres ins Auge springt. Dazu gehören u. a. auch die P_4 von *Hyotherium* und *Korynochoerus*. Sie lassen zwei Differenzierungsrichtungen erkennen, deren Gegenüberstellung eine etwas detailliertere Besprechung erfordert.

Bei *Korynochoerus* (dessen P_4-Morphologie an zahlreichen frischen Exemplaren der Sammlungen Mainz und Darmstadt studiert werden konnte) sind die beiden Haupthügel des Kronenvorderteils fast nebeneinander gestellt und gleich hoch. Zwischen den beiden relativ eng nebeneinander stehenden Hauptspitzen entspringt ein nach hinten zum Talonid absteigender medianer Grat. Das Talonid selbst bildet einen in der Medianen verlaufenden Giebel, an dessen hinterem Abschluß, dem Kronenhinterrand, eine schwache Höckerandeutung auftritt. Der von der äußeren Hauptspitze ausgehende Vordergrat endet am Vorderende des Zahnes auf halber Kronenhöhe. Von seinem Endpunkt ausgehend führt stets ein kurzes Vorderzingulum schräg nach unten außen.

Dieser P_4-Typ findet sich mit geringfügigen Abänderungen ebenfalls bei *Propalaeochoerus, Microstonyx* und *Dicoryphochoerus.*

Bei *Hyotherium* und *Palaeochoerus* ist die Außenspitze des Kronenvorderteils gegenüber der Innenspitze weit nach vorn vorgebaut und deutlich höher als diese. Die Hinterkante des Kronenhauptteils stellt im Gegensatz zu *Korynochoerus* stets eine Verlängerung des Außenhügels dar, so daß zusammen mit der Vorderkante des Zahnes, die von demselben Höcker ausgeht, eine zweiseitige Schneide resultiert. In einzelnen Fällen wird der Innenhügel soweit zurückverlegt, daß er nahezu hinter den Außenhügel zu stehen kommt (Abb. 14). Das Talonid ist nicht gratförmig, sondern aus zwei hintereinander gelegenen Höckern gebildet. Das Vorderzingulum wird nicht hochgezogen, sondern klebt an der Kronenbasis.

Korynochoerus und *Microstonyx*

Wesentlich weitgehender als gegenüber *Hyotherium* ist die Merkmalsübereinstimmung zwischen *Korynochoerus* und *Microstonyx*. Sie ist jedoch gegenüber *Microstonyx major,* der Typusart der Gattung, weniger ausgeprägt als im Vergleich mit *Microstonyx antiquus*, welchen THENIUS (1970) als morphologische Übergangsform charakterisiert. Die Merkmalsentsprechung mit *Korynochoerus palaeochoerus*

betrifft im Schädel die Ausbildung der Crista alveolaris, die Form der Jochbögen und die Ausbildung einer Incisura infraorbitalis am Unterrand der Orbita. Abweichend von *Korynochoerus* ist bei dem viel großwüchsigeren *Microstonyx major* jedoch die Parietalregion des Gehirnschädels ebenso verbreitert wie die Frontalregion. Die beiden Temporallinien vereinigen sich daher nicht zu einer Crista sagittalis, sondern sie laufen als Begrenzungen des flächigen Schädeldaches seitlich zum Occipitalkamm (vergl. THENIUS 1970, Abb. 4). Entsprechend der sehr fortgeschrittenen Verlängerung des Facialschädels bei *Microstonyx* finden sich bei dieser Gattung auch deutlichere Diastemata. Der P_1 ist im Zuge dieser Entwicklung bei *Microstonyx major* gänzlich verloren gegangen.

Im Gebiß zeigt vor allem der für die systematischen Beziehungen sehr aufschlußreiche letzte untere Prämolar bei insgesamt guter Übereinstimmung einige Verschiedenheiten: Zwar entspricht der P_4 von *Microstonyx* seinem Grundtyp nach demjenigen von *Korynochoerus*, doch ist er mehr molarisiert, d. h. vor allem plumper und mehr verbreitert. Darüber hinaus zeichnet er sich im Detail durch mehrere charakteristische Abweichungen aus: Der Innenhügel ist höher als der Außenhügel und besitzt eine kräftige, sagittal verlaufende Hinterkante (Abb. 20). Die vom Außenhügel ausgehende Vorderschneide hat relativ flachere Neigung und endigt am Zahnvorderrand in Dreiviertel der Kronenhöhe ganz unvermittelt, meist sogar in einer kleinen Anschwellung des Schmelzes. Vorderzingulum und Talonid stimmen bei beiden Formen überein, jedoch sind sie bei *Microstonyx* noch etwas höher. Der P_3 von *Microstonyx* hat flachere Schneiden als bei *Korynochoerus* und besitzt weiter nach oben gezogene Vorder- und Schlußzingula sowie einen kurzen, hoch aufgebauten, höckerartigen Talonidanhang.

Während zwischen *Microstonyx major* und *Korynochoerus palaeochoerus* in der Entwicklung verschiedener bedeutsamer Merkmale, wie der Gehirnschädelverbreiterung, der Facialschädelverlängerung und Hauerentwicklung, erhebliche Differenzen bestehen, kann *Microstonyx antiquus* mit THENIUS als in vieler Hinsicht von intermediärem Typ bezeichnet werden: Die Länge des Facialschädels und die flächige Verbreiterung des Gehirnschädel-Daches nehmen im Vergleich zu den beiden zuvor erwähnten Arten eine Mittelstellung ein. In der Ausbildung der männlichen C inf. stimmt *Microstonyx antiquus* mit *Korynochoerus palaeochoerus*, welch letzterer mehr verrucos als scrofisch gestaltete Hauer besitzt, weitgehend überein. Andererseits weicht er im P_4 von *Korynochoerus* etwas mehr ab und ist in dieser Hinsicht mit *Microstonyx major* und übrigens auch mit *Dicoryphochoerus titan* (LYDEKKER) aufs engste verbunden.

Die Selbständigkeit von *Korynochoerus* muß also auch gegenüber *Microstonyx* mit der Typusart *Microstonyx major* behauptet werden. Entscheidend hierfür sind in der Hauptsache die gleichen Kriterien, welche THENIUS (1970, S. 329) vorbrachte, nur mit dem Unterschied, daß er *Korynochoerus* für ein *Hyotherium* hielt. Es sind die Verlängerung des Facialschädels, die Höher- und Rückwärtsverlagerung der Orbita und die Verkleinerung der männlichen Eckzähne.

Schwierig ist jedoch die Beurteilung des systematischen Platzes von *Microstonyx antiquus*. THENIUS (1970, S. 330) hat mit Rücksicht auf die intermediäre Morphologie dieser Art bereits eine generische Vereinigung mit „*Hyotherium*" *palaeochoerus* erwogen, entschied sich aber letztlich dagegen. Für eine Vereinigung mit *Korynochoerus* ist die Art zu evoluiert, für eine Einbeziehung in das Genus *Microstonyx* mit der eigenwillig spezialisierten Typspezies „*major*" zu divergent. Bei

beiden Gattungen könnte sie mit gleicher Berechtigung als Subgenus untergebracht werden. Möglicherweise bringt die Beschreibung des ersten Schädelfundes zu *Microstonyx antiquus*, die von THENIUS (1970) angekündigt wurde, neue Aspekte zur Klärung dieser Frage.

Korynochoerus und *Dicoryphochoerus*

Das taxionomische Verhältnis dieser beiden Gattungen ist dem zwischen *Korynochoerus* und *Microstonyx* prinzipiell sehr ähnlich. *Dicoryphochoerus titan* (LYDEKKER), der mit *Microstonyx* in vielen Gebißkriterien, vor allem aber auch in der Gestalt des aussagekräftigen P_4, bis in Details übereinstimmt, zeichnet sich durch eine abweichende Entwicklung der männlichen Eckzähne aus und differiert gegenüber *Korynochoerus* durch seinen Riesenwuchs, in dem er *Microstonyx* ebenbürtig ist, sowie durch seinen kurzen und auffallend hochgebauten Schädel.

3.3 Zur Abgrenzung der Hyotheriinae und Suinae voneinander

THENIUS (1970) stellt im Gegensatz zu allen anderen Autoren, die sich zur Systematik fossiler Suiden geäußert haben, das Genus *Microstonyx* zu den Hyotheriinae. Ein Hauptgrund für diese Zuordnung waren für ihn die Schädelmerkmale von *Korynochoerus paleochoerus* (KAUP), den er, wie auch die übrigen neueren Autoren, für ein *Hyotherium* hielt. Die Merkmalskombination, die THENIUS bei der Gattung *Hyotherium* vermutete, nämlich durch *Hyotherium soemmeringi* den Palaeochoeren engstens verwandt, andererseits aber durch „*Hyotherium*“ *palaeochoerus* dem Genus *Microstonyx* äußerst nahestehend, macht seinen taxinomischen Schritt verständlich. *Chleuastochoerus* betrachtete THENIUS lediglich als einen relativ peripheren, in seinen Schädelmerkmalen allzu abgeleiteten und daher relativ untypischen Seitenzweig der Hyotheriinae.

Die Schädelreste von *Hyotherium* beweisen nun, daß die Merkmalskombination von *Chleuastochoerus* für die Hyotheriinae des Obermiozäns und Unterpliozäns schlechthin als charakteristisch angesehen werden muß. Das Merkmalsbild der neubegründeten Gattung *Korynochoerus* demonstriert zugleich, daß diese dem *Hyotherium* sehr entfernt, *Microstonyx* dagegen relativ nahe steht. Von einem morphologischen Übergangsfeld zwischen *Microstonyx* und *Hyotherium* kann unter diesen Umständen keine Rede sein.

Die für die evoluierteren Hyotheriinae (des Obermiozäns und Unterpliozäns) bezeichnende, geschwungene Alveolarcrista, die mit einer deutlichen Depression des Gaumendaches einhergeht, sowie die charakteristische Verlängerung des Jochbogens nach vorn, sind gegenüber *Korynochoerus* und *Microstonyx* völlig eigenständige Spezialisierungen. Angesichts dieser Kluft verlieren die unterscheidenden Merkmale, welche THENIUS vor allem gegenüber den rezenten Suinae hervorhob, relativ an Gewicht. Die von ihm angeführte Incisura infraorbitalis findet sich hin und wieder auch bei *Sus* leicht angedeutet. Die Verkleinerung der Caninen von *Microstonyx* ist zwar, wie THENIUS erwähnt, einzigartig unter den Suiden, sie kommt aber nicht allen drei Arten der Gattung zu. Auch sind bei dem zweifellos nahe verwandten *Korynochoerus* sehr kräftige und für die Suiden typische männliche Caninen ausgebil-

det. Der Verbreiterung der Jochbögen allein kann aber keine so weitreichende Bedeutung zuerkannt werden, daß eine Abtrennung der Gattung *Microstonyx* von den Suinae vertretbar wäre. Immerhin stellen *Korynochoerus*, *Microstonyx* und auch *Dicoryphochoerus* eine relativ geschlossene Gruppe innerhalb der Suinae dar, welche die Unterscheidung eines eigenen Tribus Dicoryphochoerini neben den Potamochoerini, Hippohyini und Suini (Thenius 1970, S. 335) gerechtfertigt erscheinen lassen könnte. Als gemeinsames Kriterium der Dicoryphochoerini hätte in erster Linie die Gebißentwicklung, vor allem auch die Übereinstimmung des unteren P_4, zu gelten (vergl. S. 159).

4 Zur Evolution der Hyotheriinae und Suinae

Die phylogenetische Bedeutung der Schädelmorphologie und der Gestalt der Eckzähne braucht nicht eigens hervorgehoben zu werden. Von besonderer Aussagekraft für phylogenetische Überlegungen sind jedoch auch die letzten unteren Prämolaren. Sie wurden bislang lediglich von Pilgrim (1926) in größerem Umfang mit in die Betrachtung einbezogen.

Nach der Differenzierung des Schädels lassen sich die bei der taxionomischen Diskussion auf S. 159 f. behandelten Gattungen unschwer in zwei divergente Entwicklungseinheiten trennen: Es stehen sich *Hyotherium* und *Chleuastochoerus* auf der einen Seite sowie *Korynochoerus* und *Microstonyx* auf der anderen Seite gegenüber. Die Hauerentwicklung ist in dem *Hyotherium*-Formenkreis relativ einheitlich vonstatten gegangen, während in der zweiten Differenzierungsgruppe z. T. durch sekundäre Gestaltumbildung oder durch Verkleinerung verschiedene Eckzahntypen ausgebildet wurden.

4.1 Die Bedeutung des P_4 für die phylogenetische Betrachtung

Sowohl für die Schädelevolution als auch für die Hauerentwicklung wird *Propalaeochoerus* als Ausgangstyp der verschiedenen Entwicklungswege angesehen. Der Grund, warum dieser Zusammenhang angenommen wird, ist in erster Linie dem Umstand zuzuschreiben, daß die noch sehr ursprünglich anmutenden Proportionen des Schädels und seine geringe Spezialisierung es im Grunde genommen erlauben, alle späteren Suiden abzuleiten. Es handelt sich aber nicht um einen eigentlichen Beweis. Vor allem kann man über die Herleitung der Tetraconodontinen von *Propalaeochoerus* geteilter Meinung sein. Günstigere Voraussetzungen bietet hier die Betrachtung des letzten Prämolaren des Unterkiefers. Und zwar gilt dies vornehmlich für den Aspekt der Entwicklung der frühen Suiden. Das ist dem Umstand zu verdanken, daß im Gegensatz zum Schädel und den Eckzähnen der P_4 bereits beim oberoligozänen *Propalaeochoerus* eine sehr differenzierte, an Elementen reiche Gestalt zeigt. Die Konstellation und Größenverhältnisse der einzelnen Kronenelemente unterliegen im Lauf der weiteren Entwicklung der Suiden vielgestaltigen Veränderungen. Die Grenze der Aussagekraft des P_4 ist dort erreicht, wo als Ergebnis der Entwicklung zu sehr abgeleitete Typen vorliegen, wie etwa bei Sus oder zu weitgehend vereinfachte P_4, wie z. B. bei *Conohyus*. Im ersten Fall ist die Erkennung und Berücksichtigung konvergenter Entwicklungen nicht mehr möglich (vergl. S. 146 und S. 164). Im zweiten Fall sind die morphologischen Kriterien zur Beurteilung der Ab-

stammungsverhältnisse nicht mehr vorhanden, weil eingeschmolzen. Bei zahlreichen Gattungen läßt sich jedoch infolge nur geringer Veränderung der homologen Kronenelemente der gemeinsame Ausgangstyp des P_4 noch erkennen. Sie erhalten dadurch einen konkreten Bezug zur Ausgangsform *Propalaeochoerus*. Es handelt sich um die Genera *Palaeochoerus, Hyotherium, Chleuastochoerus, Korynochoerus, Microstonyx* und *Dicoryphochoerus* (ähnliches gilt für *Propotamochoerus* und damit mittelbar auch für die Potamochoerini, worauf jedoch in diesem Zusammenhang nicht weiter eingegangen werden soll). Sie lassen sich nach der P_4-Entwicklung in zwei selbständige Differenzierungsrichtungen trennen, welche, ebenso wie die Schädelspezialisierungen, die Unabhängigkeit der Microstonyxgruppe von den Hyotheriinae beweisen.

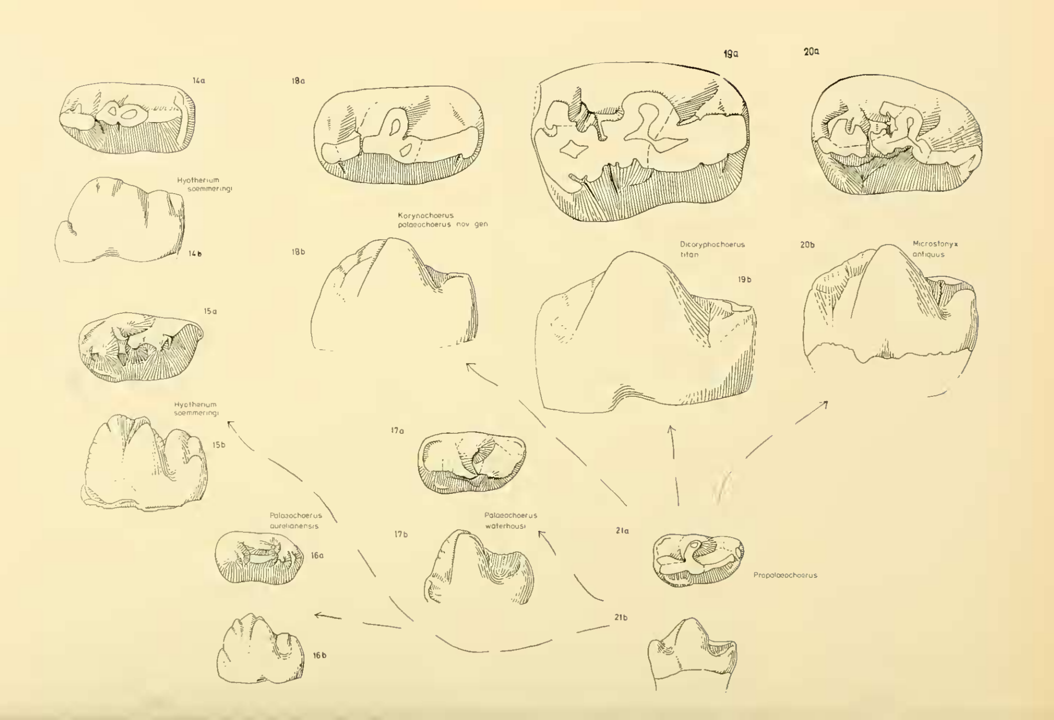
4.2 Der P_4 von *Propalaeochoerus* als Ausgangspunkt weiterer Differenzierungen

Die Frage, ob der P_4 der ältesten bekannten Suiden durch Molarisierung und Komplizierung einer einspitzigen Ursprungsform zustande kam, wie STEHLIN (1899) vermutete, oder ob sein Bau bei den eozänen und oligozänen Vorläufern in der Hauptsache bereits derselbe war, ist für seine Gesamtentwicklung sicher sehr bedeutend, aber hinsichtlich der folgenden Betrachtungen mehr von sekundärem Interesse. Auch ist hier nicht der Ort, zu diskutieren, ob der letzte untere Prämolar von *Propalaeochoerus* Ausgangspunkt sämtlicher späteren Suiden-P_4 war oder ob im Oligozän bereits andere Typen existierten (letzteres wird durch *„Conohyus" betpakdalensis* TROFIMOV aus dem Oberoligozän von Kasachstan [TROFIMOV 1949] zumindest für die Tetraconodontinae wahrscheinlich gemacht). Es soll in diesem Rahmen vielmehr der phylogenetische Zusammenhang derjenigen Formen behandelt werden, die mit *Propalaeochoerus* aufgrund der P_4-Ausbildung nachweislich in Zusammenhang stehen.

Übereinstimmend besitzen die P_4 der oligozänen *Propalaeochoerus*-Arten eine zweigipfelige Hauptpyramide, deren beide Spitzen etwa nebeneinander stehen und gleiche Höhe haben. Das Talonid besteht aus einem kurzen, kräftigen Längsgrat, von dessen meist ein wenig knospenartig verstärktem Hinterende nach labial und lingual mehr oder weniger deutliche Schlußzingula absteigen. Von dem äußeren der beiden Haupthügel senkt sich ein Grat zum vorderen Kronenrand und endigt dort in einer gut erkennbaren Vorderknospe.

Neben diesen gemeinsamen, den allgemeinen Bau des P_4 betreffenden Merkmalen lassen sich Differenzierungen erkennen, welche zur Unterscheidung zweier Typen nötigen: Bei dem ersten Typ besitzen die beiden Hauptspitzen nur einen einzigen gemeinsamen Hintergrat, der zwischen den Haupthügeln entspringt und steil zum Talonid abfällt. Dieses Merkmal zeigen *Propalaeochoerus leptodon* (POMEL) und *Propalaeochoerus gergovianus* (DE BLAINVILLE & CROIZET). Bei dem zweiten P_4-Typ besitzt jeder der beiden Haupthöcker eine eigene Hinterkante, wobei der Hintergrat des Außenhügels stets deutlicher in Erscheinung tritt als der des Innenhügels. Dieser Typ wird von dem oligozänen *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ und mit nur geringer Abweichung, nämlich ohne die linguale der beiden Hinterkanten, von dem untermiozänen *Palaeochoerus waterhousi* (POMEL) repräsentiert.

Der P_4-Typ mit der in der Mediansagittalen verlaufenden gemeinsamen Hinterkante der beiden Haupthügel führt in gerader Linie zu den Gattungen *Korynochoerus, Microstonyx* und *Dicoryphochoerus* (vergl. Abb. 18—21), wobei von den



14a
Hyotherium soemmeringi
14b
15a
Hyotherium soemmeringi
15b
16a
Palaeochoerus aurelianensis
16b
17a
17b
Palaeochoerus waterhousi
18a
18b
Korynochoerus palaeochoerus nov gen
19a
19b
Dicoryphochoerus titan
20a
20b
Microstonyx antiquus
21a
21b
Propalaeochoerus

zahlreichen, durch PILGRIM (1926) beschriebenen Dicoryphochoerusarten nur der Genotypus als wirklich zur Gattung gehörig betrachtet wird. *Korynochoerus palaeochoerus* (KAUP) besitzt einen gegenüber *Propalaeochoerus gergovianus* und *leptodon* fast unveränderten P_4, der sich in erster Linie durch seine Größe und bedeutendere Massigkeit unterscheidet. Lediglich hat sich die Knospe am vorderen Kronenrand in das schmale Vorderzingulum verflüchtigt.

Ein wenig mehr abgewandelt, aber ebenfalls leicht auf den Ausgangstyp von *Propalaeochoerus gergovianus* und *leptodon* zurückführbar, sind die P_4 von *Microstonyx* und *Dicoryphochoerus*. Bei ihnen ist sogar noch ein erkennbares Relikt der für das *Propalaeochoerus*-Stadium typischen Vorderknospe vorhanden. Der Zahn hat nämlich dort, wo die flach geneigte Außenhügel-Vorderkante von der senkrecht abfallenden vorderen Kronenwand abgeschnitten wird, eine charakteristische Anschwellung des Schmelzes. Als neue Tendenz gegenüber *Propalaeochoerus* hat sich von den beiden Hauptsitzen die innere gegenüber der äußeren mehr in die Höhe gebaut. Neben dem gemeinsamen Hintergrat der beiden Hauptspitzen erscheint außerdem meist noch ein zweiter. Er ist aus dem Hinterabhang des Innenhügels nachträglich herausgebildet worden. Die P_4 von *Microstonyx* und *Dicoryphochoerus*, die praktisch übereinstimmen, sind entsprechend dem Riesenwuchs dieser beiden Gattungen noch größer als bei *Korynochoerus* und außerdem im Vergleich zu diesem noch weitgehender moralisiert. Das, mit *Korynochoerus* verglichen, noch recht deutliche Relikt der ehemaligen Vorderknospe macht offenkundig, daß eine unmittelbare Ableitung der beiden Riesenformen von dem letztgenannten Ge-

---

Abb. 14—21: Die Ableitung der P_4-Typen der Hyotheriinae und einiger Suinae vom *Propalaeochoerus*-P_4. Die Verbindungslinien zwischen den einzelnen Typen geben in erster Linie morphologische Beziehungen wieder. Die phylogenetischen Beziehungen sind in Abb. 22 dargestellt.

Abb. 14: P_4 dex. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 312; a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 15: P_4 dex von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 341; a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 16: P_4 sin. von *Palaeochoerus aurelianensis* STEHLIN; Wintershof-West, 1937 II 18631 (invers!); a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 17: P_4 dex. von *Palaeochoerus waterhousi* (POMEL) St. André (Abguß Samml. München 1968 I 240) Orig. in Marseille, 8794; a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 18: P_4 dex. von *Korynochoerus palaeochoerus* (KAUP) nov. gen.; Gauweinheim, Naturhist. Mus. Mainz. 1934/335; a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 19: P_4 dex. von *Dicoryphochoerus titan* (LYDEKKER) Pallivala, Pakistan (Dok Pathan), Samml. München (ohne Inventarnummer); a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 20: P_4 dex. von *Microstonyx antiquus* (KAUP); Salmendingen?, Samml. Geol. Paläont. Inst. Tübingen, Ma 1178/35; Orig. JÄGER, 1835, Taf. 4, Fig. 18, 19; Orig. SCHLOSSER 1902, Taf. 3, Fig. 30, 32; a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 21: P_4 dex. von *Propalaeochoerus gergovianus* (DE BLAINVILLE & CROIZET); Gunzenheim, 1934 V 33; a) Ansicht von oben, b) von lingual.

Abb. 14—21 1½fach.

nus nicht möglich ist. Dies geht außerdem auch aus der stratigraphischen Gleichzeitigkeit der drei Gattungen hervor.

Der zweite, durch *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ repräsentierte, P_4-Typ führt zu den untermiozänen Arten *Palaeochoerus meissneri* (H. v. MEYER) und *Palaeochoerus aureliansis* STEHLIN und schließlich zu *Hyotherium soemmeringi* des Obermiozäns und *Chleuastochoerus* des Unterpliozäns. Im Gegensatz zu der zuvor charakterisierten Evolutionsrichtung wird hier nicht der Innen-, sondern der Außenhügel verstärkt. Diese Entwicklung ist bereits sehr früh, nämlich bei *Palaeochoerus waterhousi*, angedeutet. Bei dieser Art ist auch schon als weitere neue Tendenz der Außenhügel etwas nach vorn verschoben. Bei *Palaeochoerus meissneri* und *aurelianensis* rückt der Außenhügel noch weiter nach vorn. Die Vorderknospe ist über das bereits rückläufige Entwicklungsstadium bei *Palaeochoerus waterhousi* hinaus völlig zurückgebildet und in ein kurzes Zingulum umgewandelt. Vorder- und Hinterkante der Außenspitze nehmen an Prägnanz zu und entwickeln in ihrem oberen Teil je eine Sekundärknospe, wodurch eine dreizackige, steile Außenschneide resultiert. Der Innenhügel hat demgegenüber an Höhe verloren und ist als akzessorische Spitze nach hinten lingual ausgegliedert. Der Talonidgrat hat sich zu gleicher Zeit in zwei hintereinander sitzende Knospen umgewandelt.

Der P_4-Typ von *Palaeochoerus* findet sich, abgesehen von der abweichenden Größe, auch innerhalb der Variabilität von *Hyotherium soemmeringi* (Abb. 15), mit der Besonderheit, daß der Innenhügel an den betreffenden Exemplaren gegenüber der schneidenartigen Außenspitze noch mehr nach hinten versetzt ist. Die gesamte Spannweite der bei *Hyotherium soemmeringi* beobachtbaren P_4-Variabilität zeigt jedoch noch eine andere Entwicklungstendenz. Sie besteht darin, daß der weit nach hinten gerückte Innenhügel seine Eigenständigkeit verliert und sich weitgehend hinter den etwas höheren Außenhügel schiebt. Er hat damit, bis zu einem gewissen Grad mit *Sus* vergleichbar, ebenfalls an der Schneidenfunktion des Zahnes teil. Zwischen den für *Hyotherium soemmeringi* charakterisierten Extremen der Variabilität finden sich, zahlenmäßig überwiegend, die verschiedensten intermediären Typen.

Chleuastochoerus ist nach der P_4-Gestaltung nicht als unmittelbarer Nachfolger von *Hyotherium* zu verstehen. Der Innenhügel ist gegenüber dem Außenhügel nicht so weit zurückgesetzt und mit diesem enger zusammengeschmolzen, als dies bei *Hyotherium* der Fall ist.

4.3 *Hyotherium* und *Korynochoerus* nov. gen. als Vertreter eigenständiger Evolutionsrichtungen

Innerhalb der Familie der Suiden sind allgemeine Entwicklungstrends erkennbar, die in den einzelnen phylogenetischen Linien mehr oder weniger deutlich und in gleicher Weise auftreten. Solche Trends sind in ihrer Allgemeinheit nicht zur Unterscheidung phylogenetischer Eigenwege geeignet. Sie bilden vielmehr Kriterien für die jeweilige „Entwicklungshöhe“ der betrachteten Formen. Es handelt sich um Evolutionsvorgänge, wie Größenzunahme, Fazialschädelverlängerung und im Zusammenhang damit die Entstehung von Diastemata, die Verlagerung der Orbitae nach hinten, ferner die Verbreiterung des Gehirnschädeldaches, die Tendenz zur Wurzellosigkeit der Hauer und zur Aufbiegung der männlichen C sup. nach oben sowie die Vergrößerung der Molaren, insbesondere die Verlängerung der M^3_3. Diese

allgemeinen Kriterien der Suidenevolution bilden sich z. T. weitgehend unabhängig voneinander aus und werden außerdem mit unterschiedlicher Entwicklungsgeschwindigkeit erworben. Ein gutes Beispiel hierfür sind die Verlängerung des Fazialschädels und die Zurückverlegung der Orbitae, die mit *Microstonyx major* bereits im Unterpliozän ein Stadium verwirklicht hat, welches von keinem der jüngeren Entwicklungslinien bis hin zu den rezenten Vertretern in gleichem Maße erreicht wird.

Daneben finden sich Merkmale, die nur für spezielle Gruppen charakteristisch sind und durch divergente Entwicklung und damit zunehmende Merkmalsentfremdung der phylogenetischen Linien untereinander zustande gekommen sind. Dergleichen Merkmale finden sich in der Gestaltung der Jochbögen, in der Eckzahnregion des Oberkiefers und innerhalb des Gebisses, vor allem am P_4 und z. T. auch in der Ausbildung der Hauer. Auch bei diesen Merkmalen sind Parallelentwicklungen, welche phylogenetische Gemeinsamkeiten vortäuschen, nicht immer ganz von der Hand zu weisen. Dies gilt z. B. für die gleich gestalteten Alveolarcristae von *Microstonyx* und *Sus* oder auch für die Einpflanzung des oberen Hauers und die Depression des Gaumendachs als Aussparung für den unteren Eckzahn bei *Conohyus* und *Hyotherium*.

Die Hyotheriinae stellen eine relativ einheitliche Entwicklungsgruppe dar. Sie zeigt vor allem im Schädel, aber auch im Gebiß charakteristische Spezialisierungen. Diese besondere Entwicklung hat, wie *Hyotherium* sp. aus dem Untermiozän von Budenheim beweist (vergl. S. 150), bereits früh eingesetzt. Insgesamt erreicht diese Gruppe, die sich wohl gleichzeitig in Asien und Europa entfaltete, geringe Entwicklungshöhe. Dennoch hat sie in dem terminalen *Chleuastochoerus* des Unterpliozäns einen Vertreter hervorgebracht, der mit zu den extremsten Vertretern der Familie Suidae gehört.

Weniger homogen ist die Gruppe der Dicoryphochoerini. Ihre Geschlossenheit geht vor allem aus der übereinstimmenden Ausgestaltung des Prämolarengebisses,

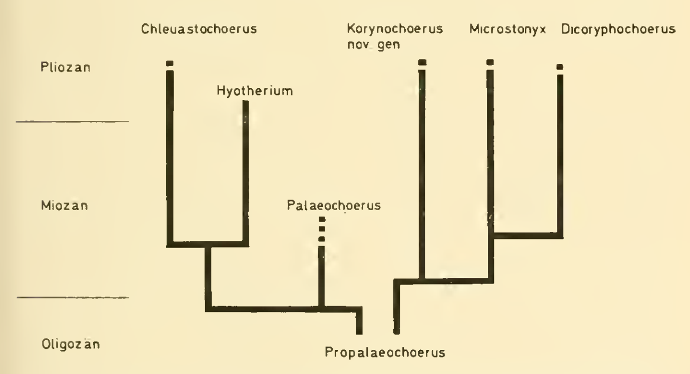


Abb. 22: Skizze der phylogenetischen Beziehungen einiger jungtertiärer Suiden als Ergebnis der erstmaligen Schädelfunde von *Hyotherium soemmeringi* und der Untersuchungen an den P_4.

und speziell des P_4, hervor, durch welche sich diese Gruppe von allen übrigen Suiden deutlich abhebt. Die Frühentwicklung dieser Gruppe, die ins Miozän fällt, ist bisher nicht bekannt. *Korynochoerus* tritt nahezu gleichzeitig mit den noch evoluierteren Vertretern *Microstonyx major* und *antiquus* im Unterpliozän Europas auf. Vermutlich war ein untermiozäner Vorläufer von *Korynochoerus palaeochoerus* die Ahnenform sowohl der Microstonyxarten als auch des asiatischen *Dicoryphochoerus titan*.

THENIUS (1970) stellt in seiner phylogenetischen Übersicht die *Sus*-Evolution als ein spätes Derivat der Dicoryphochoeruslinie dar. Dies kann aufgrund der Gebißentwicklung nicht ganz zutreffen. Immerhin ist nicht unwahrscheinlich, daß der *Sus*-P_4 auf den gleichen Ausgangstyp zurückgeht wie derjenige von *Dicoryphochoerus*. Jedoch ist er in der Verschmälerung und Umbildung der Krone zu einer mehrhöckrigen, kammartigen Schneide einem entgegengesetzten Entwicklungstrend gefolgt. Die Sus-Linie muß sich demnach bereits unabhängig gemacht haben, bevor der Moralisierungsprozeß des P_4 bei den Dicoryphochoerini voll einsetzte.

5 Zur Verbreitung und Ökologie von Hyotherium

Da *Korynochoerus palaeochoerus* (vormals „*Hyotherium*" *palaeochoerus)* und *Hyotherium soemmeringi* bisher als zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Stadien ein und derselben phylogenetischen Linie angesehen wurden, mußte das Verschwinden der ersten Art notwendig zeitlich mit dem ersten Auftreten der zweiten zusammenfallen. Für den Zeitpunkt dieses Wechsels wurde dabei etwa die Miozän-Pliozän-Grenze angegeben. Als logische Folge konnten vereinzelte Hyotherienfunde aus dem Unterpliozän nicht als *Hyotherium soemmeringi*, sondern allenfalls als *Hyotherium* sp. bestimmt werden (HÜNERMANN 1963). Die Einzelzähne aus den Dinotheriensanden vom Wissberg, die HÜNERMANN als *Hyotherium* sp. bestimmt hat, gehören nach eigenen Untersuchungen zu *Hyotherium soemmeringi*, was vor allem für den P_4 mit Sicherheit gesagt werden kann. Auch aus Österreich wurde *Hyotherium soemmeringi* aus einem postmiozänen Fundpunkt nachgewiesen (vergl. MOTTL 1970, S. 67). Damit überschneiden sich *Hyotherium soemmeringi* und *Korynochoerus palaeochoerus* auf jeden Fall im Unterpliozän.

Für *Korynochoerus* muß die Entstehung im europäischen Raum nach den durch die vorausgegangenen Untersuchungen gewonnenen neuen Aspekten nachdrücklich bestritten werden. Seine enge Verwandtschaft mit dem südostasiatischen *Dicoryphochoerus* und dem vor allem auch im Vorderen Orient belegten *Microstonyx* legt den Schluß nahe, daß er mit diesen beiden Gattungen einen gemeinsamen Ursprung in Asien hat. Dafür spricht auch sein mit *Microstonyx* nahezu gleichzeitiges, plötzliches Erscheinen in Europa. *Korynochoerus* muß deshalb aller Wahrscheinlichkeit nach zu den asiatischen Einwanderern des Unterpliozäns gerechnet werden.

Hyotherium gehört demgegenüber zu den bodenständigen Faunenelementen in Europa. Sein erstes Erscheinen läßt sich nicht genau fixieren. Auch die älteren bekannten steirischen, süddeutschen und schweizer Fundpunkte enthalten bereits das typische *Hyotherium soemmeringi*. Wie das auf S. 150 besprochene Oberkieferfragment aus Budenheim beweist, tritt die Gattung *Hyotherium* mit charakteristischen Spezialisierungen schon früher, nämlich im Untermiozän, auf. Über diese Form ist bisher aber noch sehr wenig bekannt. Eine Bearbeitung des in der Sammlung des

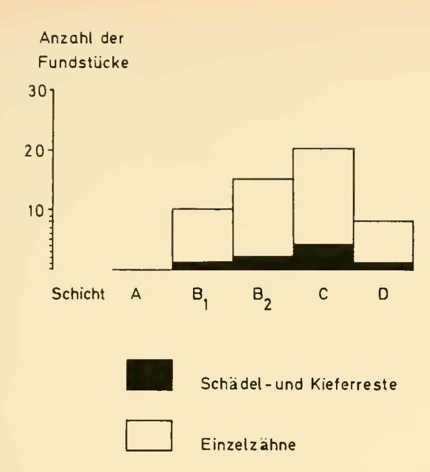


Abb. 23: Die Fundverteilung von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER im Profil der Fundschicht von Sandelzhausen. Die Schichtbezeichnungen A—D beziehen sich auf die Profilbeschreibungen von FAHLBUSCH & GALL 1970, S. 380 ff.
Das Häufigkeitsmaximum fällt mit dem Auftreten der „kohligen Lage" in Schicht C zusammen.

Senckenberg-Museums befindlichen Materials steht noch aus. Nach einer kurzen Begutachtung dieser Gebißmaterialien handelt es sich nicht um Reste von *Hyotherium soemmeringi,* möglicherweise aber um die eines unmittelbaren Vorläufers.

Nach dem häufigen Auftreten von *Hyotherium soemmeringi* in der Oberen Süßwassermolasse Bayerns und der Schweiz, im Egerer Becken und in den Braunkohlerevieren der Steiermark und der Oberpfalz tritt die Art im Sarmat vorübergehend ganz zurück und ist bisher von keinem Fundpunkt sicher nachgewiesen. Erst im Unterpliozän finden sich wieder Belege. Sie bleiben aber durchweg sehr spärlich (Dinotheriensande vom Wissberg, siehe HÜNERMANN 1963; höheres Unterpannon von Hönigtal in der Steiermark, siehe MOTTL 1970, S. 67). Der Faunenwechsel vollzieht sich im süddeutschen Raum und in der Steiermark, die beide durch zahlreiche und zum Teil sehr gut belegte Fundpunkte ein Bild dieser Entwicklung rekonstruieren lassen, offenbar in unterschiedlicher Weise. Ein detaillierter Vergleich wird jedoch durch die Unsicherheit in der zeitlichen Parallelisierung der Fundpunkte erschwert. Nach der gegenwärtigen Einstufung der Fundstellen wird *Hyotherium* in der Steiermark bereits im Badenien (= Torton) von *Conohyus simorrensis* vertreten (MOTTL 1970, S. 35), während dieser Wechsel in Süddeutschland erst mit dem Beginn des Sarmats stattfindet. Im süddeutschen Raum kommt *Conohyus* während des gesamten Sarmats vor. In der Steiermark verschwindet diese Wildschweinart jedoch bald nachdem sie *Hyotherium* abgelöst hat, ebenfalls, so daß dort nur noch *Listriodon splendens* gefunden wird. Möglicherweise ist der Grund für den Zeit-

unterschied des Faunenwechsels in der ungenauen Parallelisierung der Fundpunkte zu suchen. Dadurch wäre aber das zeitweilige Verschwinden von *Conohyus* nur in der Steiermark, aber nicht in Süddeutschland zu erklären. Eine wahrscheinlichere Interpretation ergibt sich im Zusammenhang mit der im Sarmat vorübergehend eintretenden, durch paläobotanische Untersuchungen nachgewiesenen Klimaänderung (Berger 1952). Nach Mottl (1970, S. 71) sind *Hyotherium* und auch *Conohyus* als Reaktion auf das trocken werdende Klima in westlicher Richtung abgewandert und nach dem erneuten Zunehmen der Feuchtigkeit im tieferen Unter-Pliozän mit einigen Superstiten wieder zurückgekehrt.

Eine gewisse Unterstützung erhält diese Auffassung durch die vorliegenden Ergebnisse über die nur sehr weitläufige Verwandtschaftsbeziehung zwischen *Hyotherium soemmeringi* und *Korynochoerus palaeochoerus* (vormals *„Hyotherium" palaeochoerus):* Bisher wurde *Hyotherium* überschlägig als Vertreter von Waldfaunen des Eppelsheimer Typs angesehen. Dies kann inzwischen nur mehr für *Korynochoerus palaeochoerus* gelten. *Hyotherium soemmeringi* zeigt dagegen durch sein häufiges Vorkommen in den mittelmiozänen Braunkohlen der Steiermark und der Oberpfalz eine ausgesprochene Affinität zu noch feuchteren Umweltbedingungen. Er stellt vermutlich einen eigentlichen Sumpfwaldbewohner dar. Auch das „Kohleband" in dem fossilführenden Schichtpaket von Sandelzhausen und das Häufigkeitsmaximum der *Hyotherium*-Funde im Bereich dieser kohligen, eine vorübergehende Versumpfung anzeigenden, Lage in Schicht C (vergl. die Profilbeschreibungen in Fahlbusch & Gall 1970, S. 380 ff) sprechen dafür. Daß eine so offensichtlich auf feuchte Niederungswälder und Sumpfwälder spezialisierte Art auf zunehmende Austrocknung empfindlich reagiert, ist nicht anders zu erwarten.

Obwohl die Bearbeitung der anderen in Sandelzhausen vertretenen Tiergruppen noch aussteht, kann die dort vertretene Lebensgemeinschaft sehr gut mit den steirischen Braunkohlen-Faunen verglichen werden. Insbesondere ist das häufige Auftreten von *Hyotherium soemmeringi* für beide Fossilvergesellschaftungen charakteristisch. Sie repräsentieren gegenüber den aus dem Altpliozän bekannten Waldfaunen vom Eppelsheim-Typ und den Steppenfaunen vom Pikermi-Typ einen weiteren, sehr eigenständigen Typus, der an wesentlich feuchtere Klimabedingungen gebunden war.

Literatur

Ctyroky, P., & Fejfar, O.: Fauna der Sande und Sandsteine der Karpatischen Formation (Mittelmiozän) bei Dolni Netcice in der Karpatenvortiefe (tschech.). — Geol. Prace-Zpravy 27, S. 143—168, 2 Taf., 5 Abb., 2 Tab., Bratislava 1963.

Fahlbusch, V., & Gall, H.: Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 1. Entdekkung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 10, S. 365—396, 1 Taf., 9 Abb., München 1970.

Hofmann, A.: Beiträge zur Säugethierfauna der Braunkohle des Labitschberges bei Gamlitz in der Steiermark. — Jb. k. k. Geol. R. A., 38, S. 545—562, 3 Taf., 3 Tab., Wien 1888.

Hofmann, A.: Über einige Säugethierreste aus den Miozänschichten von Feisternitz bei Eibiswald in der Steiermark. — Jb. k. k. Geol. R. A., 40, S. 519—525, 1 Taf., 1 Tab. Wien 1891.

Hofmann, A., & Zdarsky, A.: Beitrag zur Säugetierfauna von Leoben. — Jb. k. k. Geol. R. A., 54, S. 576—594, 3 Taf., 1 Abb., 7 Tab., Wien 1904.

Hünermann, K. A.: Die Hyotheriinae (Artiodactyla, Mammalia) aus dem Unterpliozän Rheinhessens. — Senck. leth., 44 (4), S. 341—355, 9 Abb., Frankfurt a. M. 1963.

HÜNERMANN, K. A.: Die Suidae (Artiodactyla, Mammalia) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän — Pont) Rheinhessens (Südwestdeutschland). — Schweiz Paläont. Abh., 66, S. 1—96, 1 Taf., 68 Abb., 19 Tab., Basel 1968.

HÜNERMANN, K. A.: Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen.-Eclogae geol. Helv., 62/2, S. 715—730, 7 Abb., 2 Tab., Basel 1969.

KLÄHN, H.: Die Säuger des badischen Miozäns. — Palaeontogr., 66, S. 163—244, 2 Taf., Stuttgart 1924/25.

LASKAREV, V.: Über *Hyotherium soemmeringi* var. *Media* H. v. MEYER. — Ann. geol. Pennins. Balkan., 14, S. 87—96, 1 Taf., 1 Abb., Belgrad 1937.

LAUBE, G.: Säugetierzähne aus dem Basalttuff von Waltsch. — Sitzber. deutsch. nat. med. Ver. Böhmen, Nr. 8, 1—8, 1 Abb., Prag 1899.

MAYR, H.: Suiden aus tertiären Spaltenfüllungen von Gunzenheim, Gaimersheim und Wintershof-West. — Dipl.-Arb.- Manuskr., 41 S., 2 Taf., 3 Tab., München 1968.

MEYER, H. v.: Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. — 560 S., Frankfurt a. M. 1832.

MEYER, H. v.: Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerungen in der Gegend von Georgensgmünd in Bayern. — 130 S., 14 Taf., Frankfurt a. M. 1834.

MEYER, H. v.: Mitteilungen an Professor BRONN gerichtet. — N. Jb. Min. etc., Jg. 1841, S. 101—104, Stuttgart 1841.

MEYER, H. v.: Der Schädel des *Hyotherium Meissneri* aus dem Tertiärkalke des Sulzbachtales bei Wiesbaden. — Jb. Ver. Naturkunde Herzogt. Nassau, H 6, S. 116—125, 1 Taf., Wiesbaden 1850.

MOTTL, M.: Neue Säugetierfunde aus dem Jungtertiär der Steiermark. VI. Neue Säugetierfunde aus dem Glanzkohlenbergbau von Fohnsdorf. — Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Technik, 22 S. 3—21, 1 Taf., 3 Tab., Graz 1961.

MOTTL, M.: Neue Säugetierfunde aus dem Jungtertiär der Steiermark VII. Ein vollständiger *Hyotherium palaeochoerus*-Schädel aus dem Altpliozän (Pannon) Südostösterreichs. — Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Technik, 28 S. 3—31, 4 Taf., 1 Tab., Graz 1966.

MOTTL, M.: Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südösterreichs. — Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Technik, 31, S. 1—92, 7 Taf., 3 Abb., Graz 1970.

MÜLLER, A. H.: Lehrbuch der Paläontologie. Band III Vertebraten, 3. Teil. — 855 S., 820 Abb., Jena 1970.

PEARSON, H. S.: Chinese Fossil Suidae. — Palaeont. Sinica [C] 5, Fasc. 5, S. 1—75, 4 Taf., 37 Abb., Peking 1920.

PETERS, K.: Zur Kenntnis der Wirbeltiere aus den Miozänschichten von Eibiswald in Steiermark. II. *Amphicyon, Viverra.* — *Hyotherium.* — Denkschr. k. Akad. Wiss. math. nat. Cl., 29, S. 189—214, 3 Taf., Wien 1869.

PILGRIM, G. E.: The fossil Suidae of India. — Palaeont. Indica, N. F. 8, Nr. 4, 65 S., 20 Taf., Calcutta 1926.

RINNERT, P.: Die Huftiere aus dem Braunkohlenmiozän der Oberpfalz. — Palaeontogr., 107, Abt. A, 65 S., 6 Taf., Stuttgart 1956.

SCHLOSSER, M.: Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend. — Abh. k. Akad. Wiss., math. nat. Kl., 28/6, 78 S., 6 Taf., München.

STEHLIN, H. G.: Über die Geschichte des Suidengebisses. — Abh. schweiz. paläont. Ges., 26 27,, 527 S., 10 Taf., 9 Abb., Zürich 1899/1900.

STROMER VON REICHENBACH, E.: Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweißsandes von München. Nachträge und Berichtigungen. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. math. nat. Kl., N. F. 48, 102 S., 3 Taf., 2 Abb., München 1940.

THENIUS, E.: Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (CSSR). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 46, S. 27—136, 70 Abb., Stuttgart 1953.

THENIUS, E.: Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis des steirischen Tertiärs VII. — Sitzber. Österr. Akad. Wiss., math. nat. Kl. Abt. 1, 165, H. 4/5, S. 337—382, 31 Abb., Wien 1956.

THENIUS, E.: Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — Zeitschr. Säugetierkunde, 35/6, S. 321—342, 5 Abb., 1 Tab., Hamburg/Berlin 1970.

TROFIMOV, B. A.: Der älteste Vertreter der Urschweine in Asien. (russ.) Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 67, Nr. 1, S. 145—148, 1 Abb., Moskau/Leningrad 1949.

ZDARSKY, A.: Die miozäne Säugetierfauna von Leoben. — Jb. k. k. Geol. R. A., 59, S. 246 bis 288, 3 Taf., 1 Abb., Wien 1909.

Tafelerklärungen

Tafel 11

Fig. 1: Vorderschädel eines Ebers von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 305.

Fig. 2: Rechte Unterkieferhälfte mit M_3—P_2 und C eines Weibchens von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 312.

Tafel 12

Fig. 1: Vorderschädel von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER der Fig. 1, Taf. 11 von der linken Seite.

Fig. 2: Männlicher C sup. dex. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sanzelzhausen, 1959 II 346; Ansicht von lingual.

Fig. 3: Männlicher C sup. sin. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 344; Ansicht von lingual.

Fig. 4: Männlicher C sup. sin. von Fig. 3; Ansicht von labial.

Fig. 5: Männlicher C inf. dex. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 350; Ansicht von lingual (= oben).

Fig. 6: Männlicher C inf. sin. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 351; Ansicht von labial (= unten).

Fig. 7: Männlicher C inf. sin. von Fig. 6 (invers!); Ansicht von lingual (= oben).

Fig. 8: Weiblicher C sup. dex. von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 342; Ansicht von labial.

Fig. 9: Rechtes Oberkieferfragment mit C—P^2 eines weiblichen Schädelrestes von *Hyotherium soemmeringi* H. v. MEYER; Sandelzhausen, 1959 II 307; Ansicht von labial.

Alle Objekte sind in natürlicher Größe abgebildet.